

А. А. УХТОМСКИЙ

# СОБРАНИЕ СОЧИНЕНИЙ



ЛЕНИНГРАД  
1945

ПЕЧАТАЕТСЯ  
ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ  
СОВЕТА  
НАРОДНЫХ КОМИССАРОВ  
СОЮЗА ССР  
ОТ 6 ФЕВРАЛЯ 1944 г.



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ОРДЕНА ЛЕНИНА УНИВЕРСИТЕТ

---

Акад. А. А. УХТОМСКИЙ

# СОБРАНИЕ СОЧИНЕНИЙ

IV  
ТОМ

ОЧЕРК ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

*(Из общего курса физиологии  
с Ленинградском государственным университетом)*

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
ЛЕНИНГРАДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО  
ОРДЕНА ЛЕНИНА УНИВЕРСИТЕТА  
ЛЕНИНГРАД  
1945

**ЕВ\_1945\_AKS\_00001248**

**РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ:**

**ПРЕДСЕДАТЕЛЬ**  
**АКАДЕМИК Л. А. ОРБЕЛИ**  
**ЗАМ. ПРЕДСЕДАТЕЛЯ**  
**ПРОФ. М. И. ВИНОГРАДОВ**

**РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:**

**ДОЦ. В. Ш. АЙРАПЕТЯН**  
**ПРОФ. Л. Л. БАСИЛЬЕВ**  
**ПРОФ. М. И. ВИНОГРАДОВ**  
**(ОТВ. РЕДАКТОР)**  
**ПРОФ. Н. Э. ГОДИКОВ**  
**ДОЦЕНТ В. К. ЖУКОВ**

**РЕДАКТОР IV ТОМА**  
**ПРОФ. М. И. ВИНОГРАДОВ**

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Это издание возникло по инициативе университетских слушателей моего «Общего курса Физиологии», читавшегося в последние годы студентам-биологам III курса, независимо от их дальнейшей специализации на факультете. Студентам хотелось собрать и объединить свои лекционные записки, слагавшиеся в аудитории по ходу наших бесед. В основу положены материалы, читавшиеся в 1939/40 учебном году. Мое участие в редактировании текста не было равномерным в разных частях по той причине, что я не всегда располагал нужным досугом. Поэтому в нашем издании нередко можно почувствовать разнообразие стиля участников. Признаюсь, что мне и не хотелось стирать этих следов личного участия молодых людей в этой общей работе. Надо пожалеть о том, что в связи с неравномерностью моего участия в редактировании получилась некоторая неравномерность в степени проработки отдельных частей в общей картине, которая дается курсом в его целом и которая намечена его внутренним планом, как он был изложен в «Ученых записках» Ленинградского университета (№ 41, 1939, стр. 181). Этот Общий курс, слагавшийся в течение многих лет, имеет в виду поставить слушателей перед рядом достаточно конкретных и методологически показательных физиологических вопросов постепенно возрастающей сложности с таким расчетом, чтобы для студента получалось «восхождение от относительно простых физио-химических и механических характеристик на области гематологии и кровообращения к усложнявшимся биохимическим проблемам ассимиляции и обмена, и заканчивая сложными вопросами нервной интеграции организма».

Со своей стороны, я стремился с самого начала организации этого курса «найти психологически и логически удобный путь и тому, чтобы перед аудиторией наглядно развернулось значение, характер и методология основных проблем и задач, которыми занимается современная физиология». Излагаемые материалы и у лектора, и у слушателя наматываются все на один и тот же основной стержень, постепенно восходя от механических и физио-химических элементов учения о кровообращении и дыхании к более сложным и общим проблемам метаболизма и, наконец, к сложнейшему и, вместе с тем, к конкретнейшему учению о нервной интеграции организма. Курс в целом должен представлять собою законченное и объединенное целое, как и его предмет — организм. Это достигается само собою, если соблюдаются предидущие требования. Слушатели должны уловить и почувствовать, что единство и целостность курса есть не плод насилья абстрактной системы над живым и разнообразным материалом, но вытекают из самих фактов, как живой результат их взаимной зависимости, обусловленности и физиологической координации (ibid., стр. 184—186).

В настоящем издании мы даем курс не с самого начала, а, пока что, с того перелома в нем, когда из вопросов ассимиляции и общего обмена веществ возникает дидактически поучительный и удобный путь перехода к вопросам нервной интеграции организма. Учение об энергетической

и о материальной норме питания только что познакомило аудиторию с такою удивительною зависимостью: ничтожно малые навески некоторых материалов натуральной пищи из класса «дополнительных веществ» оказываются способными, через посредство инкреторных систем организма, вызывать несоизмеримо обширные и продолжительные последствия в организме животного. Отсюда наглядный повод к тому, чтобы направить внимание аудитории на цепь последовательных физиологических факторов и реакций: витамины внешней среды → гормоны внутреннего хозяйства организма → каталитические системы внутриклеточного обмена веществ. Одновременно ставится на очередь в своей внутренней логике физиологический вопрос об отношении между стимулом и реакцией, импульсом и возбуждением, а вместе и вопрос о способах связи и сигнализации между органами во внутреннем хозяйстве организма. На очередь становятся вопросы эволюции аппаратов «службы связи» в организме от способов сигнализации и увязки через метаболиты и способам сигнализации и увязки через нервные механизмы.

Каковы условия и последствия этих переходов в связи со значением фактора времени и с различными степенями срочности в рабочей увязке между отдельными органами?

Здесь курс в первый раз подводит слушателя к оценке фактора скорости физиологической реакции, т. е. к параметру физиологической лабильности, имеющему столь центральное значение в работе университетской физиологической школы. С этого момента мой Общий курс переходит к вопросам нервной увязки организма и с этого момента излагается он в настоящем нашем издании. Последние лекции, посвященные высшим рецепторам, я считал полезным нагрузить дополнительным материалом из курса, читавшегося мною для наших специалистов. Единство плана этим не нарушается, а некоторое отягощение деталями в конце курса может считаться естественным там же, как в самом предмете нашей науки, в животном организме, детализации и дифференцировка приборов управления возрастает по мере приближения к тем уровням головного мозга, где представлены аппараты зрения, слуха, рецепции на расстоянии и срочной интеграции целого перед лицом текущих заданий среды.

Великой проблематики И. П. Павлова в области физиологии высшей нервной деятельности, как и специальной проблематики Н. Е. Введенского о происхождении возбуждающих и тормозящих эффектов в нервных приборах, я касаясь в Общем курсе лишь там, где это необходимо и возможно в общем изложении. Мимоходом излагать их нельзя. Поэтому в университетском преподавании им посвящены у нас специальные курсы.

Что касается первого отдела Общего курса, задача издателя его будет стоять перед нами.

Приношу мою глубокую благодарность студентам, положившим большой труд на собирание и оформлении материалов для этого издания, в особенности А. М. Кузнецову, Х. Г. Афанасьевой, А. Н. Панюковой, Н. А. Рябиной, О. А. Лопья, В. Н. Грачковой, Я. М. Ярошевскому и Э. В. Цегельницкой.

А. Ухтомский

5 марта 1941 г.

## ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВА И МЫШЦЫ

ЛЕКЦИЯ I

## ГУМОРАЛЬНЫЕ И НЕРВНЫЕ АППАРАТЫ СВЯЗИ

Мы занимались в предыдущем семестре той частью физиологии, которую Б и ш а в начале XIX века назвал «физиологией растительных процессов», противопоставляя их «животным» или «анимальным» процессам. Все общее для животных и растений, — ассимиляция, газообмен и т. д., — по его мысли должно относиться к вегетативной физиологии, а все, что сверх этого, нужно относить к физиологии анимальной.

С успехами науки пропасть между животными и растениями все больше заполняется, но нервные процессы, с которыми встречаемся в этом новом разделе, — принципиально особые, небывавшие у растений. Впрочем, прежде чем приступить к анимальным процессам, мы завершили прошлый раздел в дополнение к разобранному межтканевому обмену. В прошлом мы разобрали те вопросы, которые являются биохимическим преддверием к учению о нервной системе. Мы пришли к понятию о раздражителе, о стимуляторе; мы видели, как ничтожное количество вещества, вроде 0,001 миллиграмма адреналина способно сообщить организму повышенный темп обмена веществ и удерживать затем этот темп надолго. Такой длительный эффект действия ничтожной дозы раздражителя в течение многих дней осуществляется посредством набирательного влияния введенного вещества на железы внутренней секреции. Эффект осуществляется постольку, поскольку удалось подействовать на определенную железистую систему и заставить ее усилить и поддерживать выработку гормонов. Сами же дальнейшие реакции обмена веществ, их ход и скорости зависят от работы внутриклеточных катализаторов, ферментов, стимулируемых пикретами. Своевременно введенный в организм стимулятор, например, несколько гамм витамина, находит в организме подходящую педаль, нажимая на которую он поднимает работу ферментативных внутриклеточных реакций обмена веществ и тем самым обеспечивает возбужденное состояние тканей. «Возбужденное состояние, в общем, ничем не отличается от покойного состояния, кроме относительной скорости реакций» (формула Хилла). Это справедливо, впрочем, только в общем, так как в частности мы можем находить не только количественную разницу, но и качественные изменения обмена в тканях по мере перехода их к состоянию возбуждения. Дыхательный коэффициент убеждает в том, что с переходом в возбужденному состоянию мышечная ткань потребляет относительно больше углеводов, чем в покое.

В общем остается правильным, что возбужденное есть повышенное, катализированное, ускоренное использование веществ в клетках.

Как действует гуморальный раздражитель в органе?

Когда он будет индифферентен и когда активен?

Попав из желез в кровь, пикрет несет в ней, омывая все органы и клетки, но стимулирует лишь те из них, в которых найдутся средства,

к которым инкрет может прикрепиться. Найдя соответствующие рецепторы, он входит в данную клетку и переводит ее в возбужденное состояние. Итак, в момент отправления инкрета железой определенной «станции назначения» для него еще нет. Она появится постольку, поскольку инкрет найдет на местах химический доступ в клетки. Нет определенных локализованных адресатов, железа посылает инкрет во все м, во все м. Вот это отсутствие точного адресата является наиболее существенным отличием гуморальных связей от нервных. Нервное влияние всегда строго адресовано. Функция связи по определенным адресатам, с топографически определенной станцией назначения, отражена в самой морфологии, в самом облике нервной клетки с ее аксоном. Яркая черта ее морфологии — крайнее несоответствие размеров в длину и в толщину. Мы знаем нервные клетки, протяженность аксонов которых при микроскопической толщине достигает многих сантиметров. Итак, первая особенность нервной связи по сравнению с гуморальной — это морфологическая определенность путей сигнализации.

Второе преимущество откроется нам, если мы сравним скорости передачи нервного и гуморального влияний.

Скорости движения крови незначимы; 500 мм в сек — это почти наибольшая скорость ее. В мелких сосудах она падает до 1,0 и до 0,5 мм в сек. Скорости прохождения нервных импульсов долго считались неизмеримыми. Задача их измерения считалась столь же невозможной, как невозможно поймать свою тень. Однако мужественные люди подошли к вопросу критически.

В 1848 г. было опубликовано сообщение Пулье о возможности измерения очень малых промежутков времени при помощи гальванометра.

Для этого он догадался старинное уравнение использовать наоборот: если угловое отклонение гальванометра  $\alpha = f(i, t)$  измеряет силу тока  $i$  при постоянстве  $t$ , то и наоборот, оно может служить измерению промежутков  $t$  при постоянстве  $i$ .

Через полгода после доклада Пулье в Парижской Академии Гельм-



Рис. 1. Нервно-мышечный препарат.

гольц в Кенигсберге осуществлял измерения скорости проведения нервного импульса на нерве лягушки. Гельмгольц принадлежал к великой группе основателей метрической физиологии и был ее главой. Ему наука обязана построением точной физиологической оптики и акустики. От него начинается в качестве точной дисциплины и нервно-мышечная физиология, с ее изощренными методами исследования на избранном у физиологов препарате лягушечьего седалищного нерва сикроножной мышцей. Вслед за Гельмгольцем здесь работали Бернштейн, Германн, Введенский, заложившие начала наших знаний о природе и законах физиологического возбуждения. Гельмгольц организовал свой измерительный опыт на нерве так (рис. 1): нерв раздражается в двух точках А и В последовательно с одной и той же цепи индукционного прибора мгновенными размыкательными индукционными токами, а время от момента замыкания первичной цепи до сокращения мышцы измеряется угловыми отклонениями гальванометра под действием дополнительного гальванического тока постоянной силы, замы-



яющегося на это время. Время от момента раздражения в точке  $A$  до сокращения в  $M$  пусть будет  $t_1$ , время же от момента раздражения в точке  $B$  до сокращения в  $M$  пусть будет  $t_2$ , тогда избыток  $t_1 - t_2 = \Delta$  будет зависеть от длины по нерву  $L$  между точками  $A$  и  $B$ . Действительная скорость проведения нервного импульса будет  $v = \frac{L}{\Delta}$ .

В первый раз Гельмгольц наносил раздражение в точке  $A$ . Во второй раз в точке  $B$ . Он полагал, что, если скорость проведения нервного импульса действительно не измерима, — углы отклонения и в первый и во второй раз будут одинаковы. Но раздражение в точке  $A$  давало больший угол отклонения гальванометра. По нескольким измерениям, учитывая разность отклонений, Гельмгольц установил, что скорость проведения импульса в седалищном нерве лягушки равна 27 м/сек. Это измерение стало классическим.

Для человека нельзя было создать столь точной обстановки измерения. Здесь делались повторительно измерения очень многочисленными, и результаты основывались на законе больших чисел. На лучевом и радиальном нервах человека эта измеренная скорость равнялась примерно 100 м в сек. Электроды устанавливались на локте, подмышкой или в запястье.

Из множества нервных проводников, находящихся в нервном кабеле — например в таком толстом, как седалищный нерв лягушки, или в еще более толстом, как брахиалис у человека, — мы имеем множество разнообразных нейроаксонов, из которых каждый принадлежит иному нейрону. Разные нейроаксоны имеют разные скорости. Гельмгольцевские скорости оказались статистическими средними.

Мы можем сопоставить следующие скорости передвижения вещества через кровь, с одной стороны, и типические скорости проведения нервного импульса через нервы различных сортов — с другой. Это сопоставление само по себе может ориентировать в особенностях «службы связи» через жидкие среды организма и «службы связи» через нервные сообщения.

Скорости передвижения крови от 0,5 м/сек до 0,005 м/сек.

Нервы автономной системы у лягушки от 0,8 м/сек до 1,0 м/сек.

Нервы из задних корешков спинного мозга лягушки около 10 м/сек.

Нервы двигательные и проприоцептивные у лягушки от 32 до 42 м/сек.

Нервы двигательные и проприоцептивные у собаки около 83 м/сек.

Нервы двигательные и проприоцептивные у человека до 100 м/сек.

Таким образом, скорости сигнализации между органами в порядке гуморальной связи и в порядке нервной связи по порядку величины возрастают от 0,5 м/сек до 80—100 м/сек.

Кроме того, по мере того, как связь и сигнализация через гуморальные среды замещается связями и сигнализацией через нервные пути, она становится гораздо более постоянной по условиям передачи и гораздо более определенной по адресованию на точно намеченные станции назначения. Принцип сигнализации «всем, всем, всем» замещается принципом сигнализации определенному адресату.

«Гуморальный» сигнал это метаболит (продукт обмена веществ) клеток станции отправления. Он посылается через жидкие среды организма «всем, всем, всем». Найдут ли он на своем пути станции, которые будут на него реагировать теми или иными эффектами, это зависит от того, найдутся ли в клетках встречаемых станций назначения химические средства и подходящие рецепторы для посланного жидкой реактива.

С возникновением нервной связи станция отправления протягивает от себя нейроаксоны, т. е. пути проведения, к станциям назначения с тем, чтобы избирательно послать импульсы именно и ней ускоренным способом.

Можно было бы представить себе дело так, что нервная связь приходит на готовую уже до нее почву гуморальной увязки между органами с тем, чтобы уточнить и ускорить связи между взаимодействующими органами.

Если следовать упрощенной схеме назанского профессора А. Ф. Самойлова, то переход от гуморальной к нервной связи рисуется так, как представлено на рис. 2. Для того, чтобы стимулировать дальнюю станцию назначения В, станция отправления А в одном случае посылает к ней от себя инкрет (продукт выделения в кровь) издали через посредство жидких сред организма. В другом случае она входит в контакт со станцией назначения, протягивая к ней отросток с тем, чтобы выделить прежний инкрет непосредственно в месте соприкосновения с адресатом. Связь становится при этом, очевидно, более однозначной, избирательной и ускоренной.

Гуморальный стимулятор представляется здесь, как инкрет, служащий посредником («медиатором») сообщения между органами, будет ли он посылаться на реагирующую станцию издали, через жидкость тела, или он

будет выделяться у самой реагирующей станции на конце протянутого к ней нейронакса. И в том и в другом случае стимулятором реакции в В служит некоторый химический медиатор достаточно постоянного действия, т. е. производящий одну определенную реакцию в станции назначения В.

С изложенной точки зрения новые нервные связи приходят на прежние гуморальные увязки между органами для того, чтобы сделать их более точными и бы-

содержания реакций в А и в В. С нашей точки зрения весьма законна постановка вопроса, как будет перестраиваться и качественно изменяться реакция в В по мере изменения количественных условий передачи импульса по пути АВ. С изменением скоростей и частот повторительной сигнализации на А по пути АВ может и должна перерабатываться и сама реакция в В. Новое приходит, чтобы ускорить, уточнить прежнее, а вместе, чтобы трансформировать, перестроить и, может быть, существенно обуздать, ограничить во времени и затормозить его.

В дальнейшем мы увидим, как изменяется качественный состав реакции в зависимости от количественных условий стимуляции, прежде всего от изменения скоростей последней.

#### ЛЕКЦИЯ II

#### ЗНАЧЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ СКОРОСТЕЙ В АППАРАТАХ СВЯЗИ

Когда мы имеем дело с гуморальными связями между органами, хорошо подходит понятие и термин «соизбуждение». Посылая от себя инкрет в окружающую жидкую среду, железа найдет отклик лишь в тех органах, которые «функционально согласны» с ней. В «функционально несогласных» органах не произойдет возбуждающего резонанса. Нервная регуляция в истории развития накладывается сверх гуморальной. Нет принципиальной разницы между этими аппаратами связи, один является продолжением другого, но темпы, скорости действия не те. Оттого там, где появляется нервная связь, взаимная сигнализация органов, их координация и способность к совокупной срочной реакции не

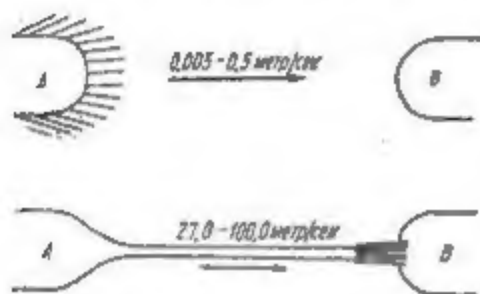


Рис. 2. Объяснение в тексте.

среду возрастают в своих скоростях. Все это напоминает того, как в стране, где царит пешеходная и гужевая связь, темпы жизни и экономического обмена прогрессивно возрастают по мере вступления в дело связи железнодорожной, телеграфной и аэропланной.

Природа нервной регуляции «Неврос» по гречески значит «жизнь». Первый, кто стал отличать собственно нервы от сухожилий, это Герофил Аделсандрийский (натуралист конца IV века до нашей эры, Римский эллистик Гален различал нервы двигательные и чувствующие. Тем самым был дан первый предвестник учения о рефлекторной нервной деятельности.

Заложим следующие ряды синонимов

#### Нервы двигательные

моторные  
эфферентные  
исходящие  
центробежные

#### Нервы чувствующие

сенсорные  
афферентные  
входящие  
центростремительные

Периферические нервные стволы всегда (на исключением лишь самых тонких нервов) содержат в себе и двигательные и чувствующие, и секреторные, и сосудодвигательные волокна. Нервный ствол, направляющийся к скелетной мышце, содержит в себе обыкновенно около 3% волокон эфферентных, способных нести сигнализацию от данной мышцы к мозгу.

Старинные представления о механизме нервной сигнализации почерпнулись из аналогий со способами сигнализации в жилищах того времени: чтобы послать сигнал, в старинных замках дергали веревку, протянутую из одной комнаты и колоколу в другой.

Декарт утверждал, что нервы — тонкие трубки. Сигнализация происходит передвижением в этих трубках особой, очень легкой жидкости, частицы которой направляются, например, от глаза через нерв в мозг, а из последнего в двигающую мышцу глаза. Само возбуждение мышцы представлялось, как накопление в ней этой жидкости, которая раздувала тело мышцы; представление о возбуждении, как о извержении жидкости, вело к мысли, что распространение его происходило по гидродинамической схеме. В то время, как одна из мышц, например отводящая мышца глаза, возбуждается и раздувается, в нее переливается жидкость из функционально связанной с ней мышцы, приводящей глаз. Таким образом, дана была первая наброска реципрокной иннервации (соотносительной иннервации антагонистов) если один мускул сокращается, другой мускул, антагонистический ему, в это время растягивается. Декарт явился, таким образом, родоначальником будущего учения о рефлекторных актах и о реципрокных координациях в нервной системе.

Ньютон представлял себе передачу нервных импульсов посредством «некоторого тончайшего эфира, пронизывающего все сплывшие тела и в них содержащегося, причем передача совершается столкновениями этого эфира от внешних органов чувств мозгу и от мозга мускулам».

С того времени, когда наука и техника стали основываться с явлениями электрическими и электрическими токами, начались и попытки сближения нервной сигнализации с сигнализацией посредством электрических токов. Первая попытка аналогии, или даже отождествления, нервного проведения с проведением электрического тока относится к 1743 г. (Гаузан) и 1744 г. (де Соваж).

До 1850 г. существовало твердое убеждение, что скорость нервного проведения неизмеримо велика. Во всяком случае средств для ее измерения не было. В 1848 г. Пулье показал, что угловое колебание гальванометра есть функция не только от силы, но и от времени действия тока:

а  $f(t)$  В 1849 г Гельмгольц сделал отсюда практический вывод: если при определении силы тока мы берем  $i = \text{const}$  и получаем тогда  $a = f(i)$ , то с таким же успехом мы можем брать  $i = \text{const}$  и пользоваться гальванометром для измерения очень малых промежуточных времени, ибо тогда  $a = f(t)$  В 1850 г. Гельмгольц блестяще приложил этот метод для измерения скорости проведения в нерве.

Пусть угловые колебания гальванометра при раздражениях I и II будут соответственно  $h_1$  и  $h_2$ . Время полного обращения стрелки гальванометра при токе, принятом за единицу, равно  $T$ . Время прохождения одного градуса равно  $\frac{T}{2\pi R}$ . Время прохождения одного градуса при токе  $I$  будет равно  $\frac{T}{2\pi RI}$ . Тогда время, отвечающее колебаниям  $h_1$  и  $h_2$ , будет соответственно  $\frac{Th_1}{2\pi RI}$  и  $\frac{Th_2}{2\pi RI}$ . Разность времени  $\delta = \frac{T}{2\pi RI} (h_1 - h_2)$ . Принимая  $R$  за единицу, приходим к формуле Гельмгольца

$$\delta = \frac{T}{2\pi I} \cdot (h_1 - h_2)$$

Если длина участка в нерве между I и II будет  $L$ , то скорость проведения

$$v = \frac{L}{\delta} = \frac{2\pi LI}{T(h_1 - h_2)}$$

Так как гальванометрический способ измерения скорости нервного импульса был не вполне доступен широким кругам физиологов, Гельмгольц считал нужным в 1852 г. предложить еще более наглядный способ измерения — микрографический. Записав конгруэнтные микрограммы от раздражения в I и в II, определяем расстояние между вписанными конгруэнтами  $\delta$ . Время полного обращения цилиндра  $T$ . Время  $t$  прохождения участка  $\delta$ , очевидно, равно  $\frac{T\delta}{2\pi R}$ . Скорость проведения  $v = \frac{L}{t} = \frac{2\pi LR}{T\delta}$ .

Стала известна со времен Гельмгольца скорость проведения в лягушечьем п. *ischiadicus*. Она равна 27 м/сек. В скелетном нерве крупных млекопитающих она 65—100 м/сек. У них же для п. *lingueis* и п. *vagus* она значительно ниже 8,2 м/сек. В п. *trifurcatus* лошади Гартен определял скорость всего в 0,5—0,6 м/сек. В скелетном нерве рыбы скорость 4—5 м/сек. У омаров 6—16 м/сек. У моллюска всего 0,5 м/сек.

Ввиду того, что в одном и том же нервном стволе заключаются нервные проводники весьма различной скорости проведения, начиная с самых быстрых проприоцептивных, затем двигательных к скелетным мышцам, парасимпатических и симпатических, весьма естественно ожидать следующей зависимости, которая была констатирована Гассером с сотрудниками. Чем на большем расстоянии от пункта возникновения раздражения  $R$  мы будем наблюдать проводящийся эффект возбуждения вдоль по нерву, тем более успеют разойтись между собою импульсы, принадлежащие различным волокнам. И в то время, как вблизи от исходного пункта  $R$  суммарная амплитуда тока действия окажется очень высокою при относительно непродолжительности общего суммарного эффекта во времени, в дальнейших участках эффект будет все более расплывчатым во времени и все более снижающимся по амплитуде. Здесь не может быть речи о каком-либо «затухании» нервных импульсов, дело идет лишь об их расхождении, или «дисперсии», по мере убегания от места возникновения.

Было замечено, что, чем скорее проводит импульсы тот или иной нейрон, тем больше амплитуды отдельных импульсов в данном нейро-

аксоне. Поэтому в нервном стволике содержащем в себе много нейроаксонов и расходящиеся импульсы (их два периферии) по мере удаления их от места исходного раздражения будет протекать так: у самого места раздражения нерв будет давать суммарную амплитуду возбуждения всей совокупности нейроаксонов, затем, несколько отступив от места раздражения, можно заметить, что входящий в состав суммарной амплитуды компонент наибольшего размера будет убегать вперед по нерву из места раздражения наиболее быстро, компонент несколько более низкой амплитуды побегит с некоторым отставанием, далее, все более и более отставая, побегут импульсы все меньших и меньших амплитуд.

Мы видели уже, что в нервный ствол того или иного анатомического наименования входят пачки нейроаксонов различных нейронов и различного функционального назначения. Когда мы раздражаем нервный ствол в целом в определенном пункте, раздражаются сразу и двигательные и чувствительные и сосудодвигательные и пара симпатические, и симпатические нейроаксоны. У самого места раздражения они возбуждаются одновременно. Но тотчас же за тем в том нейроаксоне, где скорость проведения наибольшая и амплитуда возбуждения наибольшая, импульс будет убегать из места своего возникновения, тогда как в прочих нейроаксонах импульсы будут отставать от передового тем больше, чем медленнее их проведение и тем ниже их частные амплитуды. Двигательные и proprioцептивные нейроаксоны повесут импульсы с наибольшей скоростью, парасимпатические и симпатические будут более и более отставать от них.

Прямая связь между толщиной нейроаксона и скоростью проведения нервного импульса по нему имеет очевидному, силу и для разветвленной нервной системы. Поэтому там, где нейроаксон начинает разветвляться на коллатерали и конечные веточки, должна происходить и дисперсия во времени последовательных сигналов, добегающих до станции назначения в виде группы импульсов, в то время как до разветвления единого нейроаксона на отдельные веточки по нему пролетит всего лишь один единичный волна возбуждения. Очень важно усвоить значение этого механизма в конечных разветвлениях отростков, выходящих волна возбуждения из нейрона по поводу каждого отдельного импульса, отправляемого по нейроаксону, в ветвлениях последнего возникают производные импульсы различия в скорости проведения соответственно различной толщине отдельных ветвей. Эти производные импульсы вследствие различной скорости их проведения будут достигать окончаний нейроаксона с различной степенью запаздывания и станция назначения к которой импульсы направляются будет получать по поводу каждой отдельной волны в нейроаксоне многие тесные совокупности импульсов, закономерно расставленных во времени соответственно тем морфологическим отношениям между коллатеральными разветвлениями, которые успели сложиться в данный момент в нейроаксоне.

### ЛЕКЦИЯ III

### МОДЕЛИ НЕРВНОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ

О Гаррисе мы говорили, что он велик инициативой применением количественного метода к вопросам физиологии. Гаррис потребовал количественной проверки и критики для качественно правдоподобной гипотезы.

Отдел нервно-мышечной физиологии замечателен тем что в нем по преимуществу разработан и применяется количественный метод (кроме него столь же точным метрическим характером отличаются лишь последние отделы физиологическая оптика и акустика, ставшие на ф. физи-

ческими) Благодаря Гельмгольцу и его ученикам, измерения достигли здесь высокого совершенства.

После измерения скорости проведения нервного импульса встал вопрос о природе этого проведения. Мы остановились на том этапе, когда наука предполагала, что прирда нервного проведения — электрическая.

Но тут возникал такой вопрос: если нерв является проводником электрических влияний, то где изоляция? Ведь переброски импульсов с одного нервного волокна на другое не должно быть, если вспомним, что в одном и том же скелетном нервном пучке идут волокна к различным частям мышцы и даже к различным органам. Затем, при электрической природе возбуждения скорости его передачи должны были бы быть почти мгновенными. После точного измерения оказалось, что скорости эти относительно малы, что передача просто медленна сравнительно со скоростями проведения электрического тока в физических проводниках.

Еще Гельмгольц и Бернштейн устанавливали, что импульс возбуждения в нерве развивается во времени по типу волны, т. е. он растет от некоторого нуля до максимума, затем опять спадает до нуля. Значит, нервный процесс — не сплошной поток в проводнике. Это ряды волн, которые в относительно небольшой скорости, последовательно посылаются от центра в качестве срочных сигналов к стимулируемому органу.

Как же представить себе механизм такого процесса? Обратимся к моделям. Но нельзя недооценивать значения модели. Постройка модели физиологического явления всегда играла большую роль в истории нашей науки, нельзя ругать модель за то, что через нее иногда искажают истину, как нельзя ругать топор за то, что поранишь им руку.

Впервые модель нервного возбуждения построил Маттеуччи. Он был из тех, по своему очень ценных лабораторных работников, которые копеются с утра до вечера в лаборатории и порядком полумистических, полудетских проб и таким путем могут забрести на неожиданные важные новости. Так, в 1863 г. Маттеуччи осуществил физическую модель, в которой электрический сигнал приобретал характер волны и имел приблизительно те скорости передачи, которые присущи нерву. Пористый материал, пропитанный электролитом, охватывал платиновую проволоку на всем протяжении модели. Соединяя с гальванометром пористую оболочку и металлический сердечник, можем наблюдать постоянное отклонение стрелки, свидетельствующее о наличии постоянного тока от продольной поверхности к поперечному сечению, как это имеет место и в нерве. Раздражая модель электрическим током в одном конце, вдали от места отведения модели к гальванометру, замечаем через некоторое время сигнал в гальванометре, свидетельствующий о возникновении электрической волны, относительно медленно проводящейся от места раздражения к месту отведения к гальванометру. В том месте, где пористая оболочка будет нарушена, передача такой электрической волны становится невозможной.

Второй этап для развития всякой модели — найти в организме аналогичные условия и аналогичные конструктивные элементы. И только с третьего этапа начинается точное физиологическое исследование, опирающееся на детальное сравнение модели и физиологической реальности.

Новый шаг в этом направлении сделал Германн (Кенжигберг). Он усовершенствовал этот аппарат (проводник с сердечником) (рис. 3). По существу это та же система, как и в модели Маттеуччи, здесь проводник первого рода окружен оболочкой из проводника второго рода. Более удобное устройство в модели Германна дало возможность показать, что нанесение раздражения дает волну в оба стороны. Это

сходилось с законом Д ю б у а Р е й м о н а о двустороннем проведении возбуждения в нерве и мышце

Если один провод гальванометра приключать к электроду, другой к сердечнику, то получим постоянный ток, направленный от электрода к сердечнику. Это оказалось аналогичным тому случаю, когда приключением гальванометра одним концом к поверхности нерва, другим — к его сечению, тоже получают постоянный ток «ток покоя» Д ю б у а Р е й м о н а, или, как его теперь зовут, «ток повреждения» Модель показала, что в определенных ее местах возникает энергия электрического напряжения, как и в нервном стволе. Поверхность соприкосновения платины с электролитом — вот место, где возможна адсорбция определенных ионов, т. е. возможно возникновение поляризационного потенциала. Если через участок модели пропустить постоянный ток, то в области анода в оболочке будут накапливаться положительные заряды, в области катода отрицательные.

Иными словами, в области анода будет возрастать тот потенциал между оболочкой и сердечником, который имел здесь место в покое. В месте же катода имевшийся в покое потенциал будет убывать вследствие алгебраического суммирования зарядов, которые имели здесь место, и зарядов которые приходят вновь. Если «раздражающий ток» достаточно силен, возбуждаемое им литраполярное перераспределение зарядов будет сдвигаться и экстраполярно в обе стороны от места «раздражения» Эти экстраполярные влияния распространяются вдоль по модели в виде волны, алгебраически суммирующей с «токами покоя» на концах модели.



Рис. 3 Объяснение в термине.

Модель Г е р м а н и я ставит вопрос о наличии в физиологическом проводнике

- 1) постоянных условий для поляризации,
- 2) условий для перераспределения зарядов при действии постороннего тока,
- 3) двустороннего проведения волны возбуждения.

Эти отношения на модели во многом совпадают с тем, что получено на нерве и мышце. Некоторые факты для нервов были предсказаны по этой модели. Эта модель показала, что должен быть потенциал на границе различных фаз, что должна иметь место поляризация, должна в возбужденной системе существовать гетерогенная структура, содержащая в себе вещества различного химического состава и физического состояния, на поверхности соприкосновения которых возникают разности потенциалов.

Впрочем, если бы нервный проводник был вполне аналогичен германской модели, он непременно работал бы по принципу декремента, т. е. величина волны возбуждения от места наибольшего сгущения зарядов должна была бы постепенно затухать в обе стороны. Возбуждение распространялось бы, как тепло. «Модель керилейтера Г е р м а н и я» проводит по принципам распространения тепла (Кремер. 1929), значит первое проведение в организме должно бы осуществляться по принципам термодинамики. Это не соответствует действительности.

Модель Г е р м а н и я не могла поэтому удовлетворить физиологов: 1) прежде всего нервные проводники работают без декремента, т. е. затухания возникшего импульса там не происходит. Значит, по мере проведения по нерву, кроме начального потенциала, возникают все новые дополнительные порции энергии,

2) нет никаких данных считать, что возбуждение распространяется по правилам термодинамики, т. е. переходит от области большего напряжения к меньшему. Возбуждение получает для себя питание в местных источниках энергии, по мере своего распространения, очевидно, из химических процессов метаболизма на местах.

Так, в XX веке возникла задача дать такую новую модель, в которой отражались бы обе основные стороны возбуждения — и физическая поляризация и химические реакции.

Здесь замечательны работы в школе Бредига (Германия), исходящие из основ физической и коллоидной химии, т. е. химии гетерогенных сред по преимуществу.

Почему оцинкованный железный таз не ржавеет, но однажды начав ржаветь от царапины, подвергается дальнейшему ржавлению гораздо быстрее, чем если бы царапина на железе не было? Фактически цинк здесь в присутствии железа способствует ржавлению последнего, создает своим присутствием микроэлемент электрического напряжения, который катализировать ржавление током направленным от «более благородного» металла к «менее благородному» т. е. более легко растворяющемуся.

По этой мысли ученики Бредига, Лилли построил модель яерва («Опять модель! Опять мы можем в нее многому учиться, постигать из нее аналогии, разъясняющие явления, но при этом оберегаться от отождествления»).

Если взять крепкую азотную кислоту в качестве оболочки вокруг стального проводника, то, бурное вначале газосравнение скоро прекратится. Корочкой индифферентных окислов на стали реакция сама остановит себя. Но если мы после этого оцарапаем пленку окислов в одном месте, то реакция возобновится у царапины и пойдет от этого места волной вправо и влево, т. е. короткими последовательно передающимися всплесками будет занимать все новое и новое место вдоль по сердечнику. Корочкой окислов реакция все вновь и вновь будет ликвидировать саму себя, но прежде чем ликвидироваться на месте, она

Рис. 4. Объяснение в тансте

достаточный для того чтобы разбить окисел  $MR$  на следующем участке на его компоненты  $M + R$ .

Тем, как бы краток он ни был, успеет разбить на соседнем участке стали корочку окислов и реакция будет переноситься на новые места, распространяясь все дальше и дальше без декремента с помощью этого «пульсирующего катализа». Распространение в модели Лилли подчиняется не законам проведения тепла, но законам телеграфии, с ее дополнительными источниками энергии на местах в виде дополнительных ступеней на путях. Фактором распространения возбуждения служит разность потенциалов между «возбужденным» и «покоявшимся» местом. Можно сказать, что возбуждение само себя распространяет, как и само себя ваканчивает по мере образования корочки на местах.

Впоследствии Лилли поставил целью проверить, есть ли вообще затухание в этом «пульсирующем катализе», т. е. построить модель для проверки хода волны на протяжении десятков километров. Он осуществил это на километре в о й модели (рис. 4). Стальной сердечник, окруженный азотной кислотой, имел форму кольца. Оцарапав корочку окислов в одном месте, например, в  $M$ , Лилли создал распространяющуюся волну, но заставил ее идти только в одном направлении, так как с другой стороны цара-



пини он пресек волну местным охлаждением. Охлаждение временно блокирует проведение в этих моделях, как и в нервях Загана, таким образом волну итти в одном направлении, он получил одностороннее движение пульсирующего катализа, которое продолжалось затем без затухания на протяжении многих километров.

## ЛЕКЦИЯ IV

## ПРИРОДА ПЕРВОГО ИМПУЛЬСА

Волна в модели Л и л л зависит от обратной реакции между металлом и кислотой  $M + R \rightleftharpoons MR$  причем электрическое напряжение в месте взаимодействия М и R оказывается достаточным для того, чтобы соответствующий ток на соседних местах привел к диссоциации продукта MR и тем самым возобновил здесь реакцию. Важно при этом, что только что возобновившаяся короткая MR прочнее, чем тепловая, поэтому. Вследствие этого, однажды движущаяся волна идет односторонне до конца модели.

В обосновании правила «все или ничего» модель Л и л л играла большую роль. Из эмпирического правила оно превратилось в закон, стали думать, что сама конструкция нерва обуславливает такое поведение, когда активность может или развиваться «все» или падать до «ничего» и никак не может остановиться где-то посредине. Но в этом и вред, примененный моделью: она способствовала догматизации этого принципа «все или ничего».

Когда на этой проводящей модели установили существенное значение гетерогенности проводника, значение поверхности раздела между фазами, то стали искать таких поверхностей в нервном проводнике. Предполагали сначала, что эта поверхность существует между нейром и его клеточной оболочкой. Но тогда, где же она в безмякотных нервах? Стали искать гетерогенности в самом нейронах. При ультрамикроскопическом исследовании, однако, он оказывался однородным. Однако по данным Петерфи, один роден только живой нейронах, находящийся в полном покое. При возбуждении в нем появляются структурные образования (продольные сплетения в направлении нейрофибрилл). То, что на препаратах нейронах всегда имеет фибриллярную структуру гетерогенность, свидетельствует, что нерв умирает не иначе, как проходя через стадию возбуждения. Смерть от возбуждения отличается только обратимостью. Смерть есть возбуждение, ставшее необратимым.

Местные токи возбуждения, или демаркационные токи, осуществляемые на схеме Л и л л позволяют думать, что «ток действия» и «ток покоя» не отличаются родовым образом друг от друга. То и другое — альтерация. Только при токе действия место альтерации все время движется, как подвижный гальванический элемент при токе покоя реакция идет вправо, не может прекратиться своими продуктами и продолжается, пока еще есть металл и кислота.

Чем определяется скорость распространения волны возбуждения в модели Л и л л? Волна — этот подвижный, бегущий гальванический элемент — развивает токи определенной силы. Скорость движения элемента  $v$  и скорость разбивания соседней короточки будет зависеть от расстояния  $S$ , на котором силовые линии, развиваемые элементом вдоль по модели, еще способны провондуть диссоциацию короточки  $M$ , затем от времени  $t$ , в течение которого местное напряжение в элементе нарастает до максимума, и от силы тока  $i$ , которая развивается элементом. При прочих равных условиях сила тока в модели Л и л л зависит от потенциала на поверхности соприкосновения металла и кислоты, а именно он про-

пропорционален активной площади соприкосновения металла и кислоты, т. е. поперечнику проволоки  $Q$ . Итак мы будем иметь

$$v = k \frac{S}{l} = k_1 \frac{1}{l}$$

или, наконец,

$$v = k \frac{Q}{dl} \quad (\text{формула Лапика}).$$

Так, модель натолкнула на формулу Лапика для нерва, чем толще нерв тем скорее он должен проводить (самые толстые волокна в проприоцептивном нерве, где и самая большая скорость проведения). Речь идет о каждом отдельном волокне в нервном пучке по правилу Гассера в разных волокнах нервного пучка скорости разные и пропорциональные их толщине.

Сейчас нам ясен смысл и формулы Шеффера,  $v \, dt = \text{const}$ , где  $v$  — скорость распространения волны, а  $dt$  — скорость нарастания потенциала тока действия. Мы видим опять закон гиперболы (рис. 5). Итак,

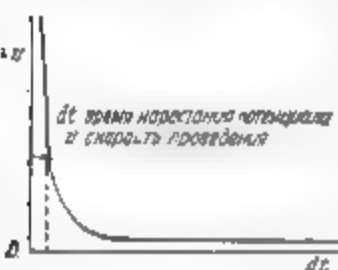


Рис. 5. Объяснение в темсте.

скорость распространения нервного сигнала является причиной функцией от скорости нарастания потенциала на месте. Особенно важно, что модель подчеркивает физико-химическую природу нервной волны. Значит — должны быть и тепловые признаки возбуждения в нерве. (Их искал еще Гельмгольц — и не нашел, искал тонко, с помощью термостолбиков Гейденгайна — и тоже не нашел, искали еще многие; в 1912 г. искал Хилл — и тоже не нашел.)

До 1926 г. тепловых признаков, подтверждающих присутствие химических реакций, найти не могла. Это раскололо науку на два лагеря — на сторонников чисто физической теории и сторонников собственно химической теории нервного проведения (подобно тому, как в отношении сердца ученые раскололись в свое время на многенистов и неврогенистов). Наконец, в 1926 г. переворот в вопросе произвел коллектив английских ученых: Хилл (физиолог), Доуни и Г (техник-физик), Джерард (физиолог), которые доложили на Стокгольмском съезде физиологов, что измерить теплообразование нервной реакции наконец, удалось. На один грамм нерва на одну волну возбуждения они получили 1) начальное теплообразование  $= 1,0 \cdot 10^{-7}$  cal, 2) «задержанное» теплообразование  $= 8,5 \cdot 10^{-7}$  cal.

Начальное теплообразование развивается мгновенно вместе с волной возбуждения. Вторая «задержанная», порция тепла может быть фактически растянута и отставлена во времени от первой мгновенной порции.

Все факторы, угнетающие химические реакции в нерве (холод, асфиксия, углекислота, наркотики), будут угнетать в особенности вторую порцию теплообразования отдельно от начального теплообразования. Эти данные говорят о различной природе этих двух порций тепла.

Первая зависит преимущественно от физического концентрационного процесса начальной передвижки ионов в нерве.

Вторая — результат собственно химических реакций.

Отставление этой порции показывает, что химическая деятельность при некоторых условиях может отсутствовать, и нерв превращается тогда в чисто физический агент.

«Химическая деятельность нерва вовсе не необходима для отдаленного импульса или даже для рядов импульсов, она необходима для того, чтобы поддерживать долговременную архитектуру». Реконструкция архитектуры, возобновление коллоидных образований, необходимое для того, чтобы вновь и вновь обеспечивать активные поверхности раздела для возобновления потенциалов, — вот роль химического в нервном проводнике.

Физическое (т. е. поляризационный процесс) рассчитано на чрезвычайную срочную работу по образованию и отдаче потенциалов «тока действия». Графически оно соответствует в американской номенклатуре понятию «спайк» (spike — т. е. зазубрина) (рис. 6. Отдельный нервный импульс похож на комету, в которой начальный физический spike играет роль «головы», за ним следует «хвост» — «хвост» (tail), т. е. низковольтная, растянутая часть, которая может и отсутствовать, например, при апофизии и наркозе. Эффект соответствующий этой второй, растянутой части, и производится химическими реакциями, которые направлены на восстановление архитектуры. Они — не срочны, их может довольно долго совсем не быть, тогда как нерв продолжает проводить импульсы (spike'и).

Вопрос о температурном коэффициенте нервных процессов (коэффициент Вант-Гоффа) принципиально важен, ибо для решения вопроса о том, какова природа процесса — физическая или химическая, — достаточно установить, каков этот термический коэффициент, т. е. во сколько раз ускоряется реакция в нерве в зависимости от температуры. Для физических процессов типичный коэффициент Вант-Гоффа  $Q_{10} = 1.2$ . Для химических процессов  $Q_{10} = 3.4$ , т. е. повышение температуры среды значительно более ускоряет химические процессы, чем физические.

При определении этого коэффициента для нерва различные крупные экспериментаторы получали чрезвычайно различные данные. Б р е м а е р правильно рассудил, что эта разница получалась у авторов не из-за недостатка точности работы, а из-за изменчивости самого температурного коэффициента в нерве при разных условиях. Поэтому он начал изучать закономерности этого изменения.

В области низких температур оказалось, что  $Q_{10}$  высок, и нерв все более почерпает энергию из химических реакций, т. е. метаболическая работа нерва встает на первый план, это дает коэффициенты  $Q_{10}$  близкие к 3.2 или 3.4, т. е. близкие к термическому коэффициенту химических процессов. В нормальных и несколько повышенных температурах среды на первый план в нерве выступают физические процессы, и тогда  $Q_{10} = 1.2 - 1.3$ .

Еще на электрических рыбах было замечено, что слабые разряды сопровождаются заметным теплообразованием в электрическом органе, но очень сильные разряды сопровождаются уже охлаждением органа. Какие процессы поглощают здесь тепло? Б е р н ш т е й н объяснил, что большие или меньшие электрические эффекты получаются в органе за счет того, насколько быстро происходит концентрационные изменения («перекачка ионов»). Тепло ускоряет их, эти концентрационные единицы. Тогда тепло используется на электрический эффект.

Так может быть отчасти и в нерве: ничтожность теплового эффекта объясняется, может быть, в том, что тепло здесь, как и во всякой concentra-



Рис. 6. Объяснение в тексте.

ционной цепи, может быть использовано на поддержание электрического эффекта.

На этом мы заканчиваем рассмотрение невроаксона и переходим к изучению возбуждения в мышце.

Измерение эффекта возбуждения мышцы. Возможны два типа экспериментальных режимов для изучения возбуждения в мышце

1) изотонический режим. возбуждение мышцы измеряется при одинаковых условиях напряжения по заменяющейся длине (мышца дается возможность свободно сокращаться),

2) изометрический режим. при постоянной длине (мышца закрепляется), измениться может только напряжение ( $\Phi$  и  $\kappa$ ).

В ответ на максимальный индукционный удар одиночное сокращение для данной мышцы, пока она не утомлена, всегда постоянно по величине и длится, например, в лягушиной мышце лягушки 0,1 сек (по Гельмгольцу). Если интервал между отдельными сокращениями постепенно уменьшать, то будет происходить суперпозиция сокращений по теореме Гельмгольца: «мышца развивает эффект отдельного сокращения в себе по одному и тому же закону, независимо от того, отправляется ли она от состояния покоя или от той или иной степени предыдущего сокращения» (т. е. происходит геометрическое суммирование площадей сокращения). Площади для каждого отдельного сокращения остаются неизменными, пока мышца не утомлена.

ЛЕКЦИЯ V

## ВЛИЯНИЕ НЕРВНЫХ ИМПУЛЬСОВ НА МЫШЦЫ

Очень важен вопрос о способах экспериментального раздражения мышцы и нерва. Исторически физиолог шли от постоянного тока. Вскоре после открытия Фарадея избранным раздражителем стал индукционный удар. Эта форма раздражения

дает наиболее постоянный результат. Характер возбуждения остается одинаковым в течение многих часов, что важно в аналитическом отношении. Кроме того, сам индукционный удар чрезвычайно краток. До этого — пока пользовались гальваническим током — постоянных результатов почти не получалось. Только после того, как выработали новые упрощенные способы раздражения — индукционными токами, — «ретроспективно»

разобрались, почему постоянный ток так капризен по результатам раздражающего действия: протекая по ткани в одну сторону, он не только возбуждает, но и изменяет субстрат — двигает в нем вещество своим течением в одну сторону.

Размыкательный индукционный ток и до сих пор является наиболее кратким раздражителем. Гельмгольц, отправляясь от индукционного тока, установил, что для данного сорта мышц величина скрытого периода, предшествующего сокращению, постоянна (если, конечно, раздражение дается в одну и ту же точку нерва, т. е. на одинаковом расстоянии от мышцы). Для лягушиной мышцы лягушки этот предварительный период между моментом раздражения и началом видимого возбуждения равен 0,01 сек. Этот интервал показывает, что в ткани идет предваритель-

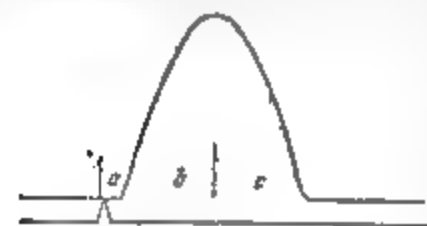


Рис. 7 Объяснение в тексте

ный скрытый процесс, затем возникающий явный эффект возбуждения (см. рис. 7).

Этот интервал называется латентным (скрытым) периодом возбуждения (а). На этот период приходится и тон действия в мышце.

Достаточно постоянным также интервал времени от начала до кризиса видимого эффекта (б), менее постоянно время для второй ниспадающей части видимого эффекта (с). При продолжении опыта это время протекания ниспадающей части эффекта вскоре начнет увеличиваться, т. е. возвращение тканей в покойное состояние все более замедляется. Появляются остаточные, контрактурные сокращения. Нормальный интервал возбуждения в целом равен 0,11 сек.

Если наносить раздражение ближе, чем в 0,11 сек. то последующий эффект будет накладываться на предыдущий, как на звуковой уровень. На этой основе Гельмгольц и Фридрихс ввел свой принцип суперпозиции, геометрического наложения отдельных сокращений друг на друга с простым суммированием сокращений в тетанус. Согласно теории суперпозиции тетанус дает такие высоты сокращения, которые отвечают сумме одиночных сокращений. Величина тетануса линейно зависит от частоты импульсов: она пропорциональна частоте импульсов. В жизни одиночные сокращения очень редки, обычно имеем тетанусы, т. е. «продукты суперпозиции в ответ на последовательные импульсы». Как доказать, что то или другое сокращение является тетанусом? Для этого надо констатировать ритм импульсов, доказать, что импульсы в мышце не один. По каким признакам можно судить о множественности импульсов, если отдельных зубцов не заметно и внешний вид тетануса не отличим от тонуса? Впервые врач Уоллестон установил наличие «мышечного тона» (мышечного врачам при простушивании). Его можно услышать и невооруженным ухом, особенно при напряжении мышц, так как при усилии импульсов сила тона возрастает. Кроуекер и Сталли Холл в лаборатории Дюбуа Реймона наблюдали ритм дрожания мышц при тетанусе и показали, что частота его может отличаться от частоты прилагаемого ритмического раздражения, что есть «собственный ритм» для мышцы и для нерва. Вскоре в лаборатории Дюбуа Реймона Н. Е. Введенский сделал чрезвычайно важное открытие: ритм возбуждений нерва и частоты его можно удобно узнавать телефоном. Для мышцы это сделать еще легче. Значит, чтобы убедиться, что данное сокращение мышечное одиночное, а тетаническое, нужно услышать тон соответствующей мышцы.

Необходимо отметить кроме одиночного сокращения и тетануса еще иные типы сокращения, наблюдающиеся в мышцах.

Контрактуры — это остаточные сокращения, которые продолжают после тетанусов в мышце, хотя импульсов более уже нет.

Тонические сокращения — не имеют ничего общего с тетанусом, развиваются без суперпозиции путем слияния эффектов от очень слабых и очень редких раздражений нерва при условии совершенного сохранения кровоснабжения и тепла в мышце.

Патологические — появляются перед вырождением мышцам; мышца переживает длительное состояние сокращения, вроде контрактуры, при отравлении некоторыми ядами и перед наступлением дегенеративных явлений.

Братья Вебер, Гельмгольц, Фик и Гейденгайм — родоначальники геометрического метода изучения процесса возбуждения в мышцах, когда оно измеряется не величинами сокращения, а величинами напряжения. Мышца при этом лишена возможности

заменять свою длину при напряжении, т. е. не расходует своего напряжения на работу.

Как может это получаться, что при натуральном тетаническом возбуждении наших мышц мы не замечаем отдельных механических колебаний в то время, как электрические колебания, соответствующие отдельным импульсам возбуждения оказываются легко уловимыми?

Дело в том, что интервалы времени, требующиеся для протекания отдельного тока действия, т. е. отдельного электрического возбуждения мышцы во много раз меньше, чем интервалы времени, требующиеся для протекания отдельного сокращения, т. е. отдельного механического возбуждения. Если например, продолжительность отдельного тока действия в мышце будет 0,003 сек, а продолжительность соответственно отдельного сокращения 0,1 сек. то еще при трехстах импульсах в секунду все триста токов действия будут протекать с вполне отчетливой раздельностью, тогда как уже при сорока импульсах в секунду механическое сокращение будет почти совершенно слитным тетанусом. Обычный нормальный ритм нервных импульсов в скелетных мышцах человека 30—50 в сек.

Принцип суперпозиции говорит о том, что общая площадь тетануса является результатом суммирования площадей соответствующих отдельных сокращений, т. е. площадь тетануса пропорциональна числу отдельных сокращений входящих в него. Здесь мы имеем теоретическое упрощение вопроса. Obviously, в реальности не так просто. Например, при увеличении силы или частоты раздражения может происходить постепенное уменьшение и наконец затухание сокращения, при еще дальнейшем усилении раздражения сокращение снова может доходить до некоторого максимума, а в дальнейшем опять падать до нуля. И Е. Введенский назвал эти явления оптимумом и пессимумом частоты и силы раздражения для развития тетануса.

Здесь нам открывается важная зависимость между шкалой величины раздражения (т. е. силой и частотой индукционных ударов) и качеством и количественной эффективностью возбуждения мышц.

Рассмотрим эту зависимость более подробно в связи с недавно открытыми явлениями Брюкса. Эти исследователи показали, что не всякое напряжение мышцы является тетанусом. В области очень слабых припороговых раздражений нерва получаются очень слабые сокращения мышц, длящихся сравнительно очень долго (до 0,5 сек). При усилении и учащении раздражения от 2—3 ударов в секунду до 30 в секунду происходит возрастание эффекта, причем отдельные эффекты как бы сплавляются друг с другом, не давая черпозимости, т. е. величина общего сокращения не является суммой пропорциональной числу и величине отдельных сокращений. Длительное исчерпывающее сокращение мышцы, получающееся при этом соответствует реакции тонуса.

Таким образом, описанный Брюксом тип напряжения тонуса, во первых, является продуктом не суперпозиции, но совершенного слияния отдельных сокращений, во вторых, сократительный эффект его не велик по силе, хотя устойчив и длителен. Несколько усиливая импульсы и учащая их, на шкале сверх Ю в секунду находим, что прежний эффект падает, угнетается. Однако, если еще увеличивать раздражение, усиливая и учащая его, мы входим в новый район возрастающих сокращений и, на этот раз, уже типично тетанических, отвечающих эффектам Гальмгольца.

Таким образом, на шкале переменных частот и сил раздражения мы имеем в мышце два оптимума. Первый — при относительно небольших расстояниях вторичной катушки индукционного аппарата от первичной,

те при достаточной но все-таки умеренной силе раздражения и при не слишком высоких частотах примерно 100—200 импульсов в секунду, — мы имеем суперпозирующий Гельмгольцевский тетанус. Второй оптимум находим на очень низких частотах и при силах раздражения в 10—12 раз слабее тех, которые впервые ощущаются на язык при приложении к нему электродов. Здесь оптимум связан с возникновением длительного, несуперпозирующего, спавленного эффекта небольшой силы, способного, впрочем, без утомления поддерживать очень долго небольшой груз. Этот эффект дает мышечный тонус, удобный для статического поддержания в равновесии тяжести тела. Его оптимальный ритм есть ритм и режим работы, нужный для поддержания позы. Нервные центры посылают здесь обычно 10—12, не более 30 импульсов в секунду. Учащение импульсов расслабляет тонус, ведет к его торможению, его пессимуму. Дальнейшее увеличение частоты и силы, затормаживая тонус, приведет уже к тетанусу — ровному быстрому нарастанию эффекта, легко развивающему утомление. Здесь практическая неустойчивость может быть достигнута некоторым новым приемом — уже не тем, что мал ритм импульсов, но тем, что будет установлен подходящий темп отдельных тетанусов, т. е. групп импульсов, ритм чередующихся тетанусов. В области первого оптимума мы имеем в мышце установку на неустойчивое поддержание позы тела. В области второго оптимума — установка, удобная для неустойчивого поддержания некоторого однообразного темпа работы, например, для шага.

Между оптимальным тонусом и тетанусом мы видим особый район — неблагоприятный ни для тонуса (так как импульсы настолько часты, что уже тормозят его), ни для тетануса (импульсы еще слишком редки и слабы для того, чтобы происходила суперпозиция).

На человеке Ф. Г. Лени (1926) перед наступлением рефлекторного тетануса наблюдал расслабление. Смысл этого переходного явления теперь понятен: наш раздражитель в первую очередь снимает имеющийся тонус скелетной мускулатуры, и через это торможение первого оптимума (тонического) приходит ко второму оптимуму (тетаническому).

#### ЛЕНЦИЯ VI

### ЗАВИСИМОСТЬ ЭФФЕКТОВ ОТ ВЕЛИЧИНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

Демонстрируется оптимум Н. Е. Введенского для тетанического раздражения. Разыскивается порог с электродов А и В (рис. 8). Затем с электродов В получается тетанус при частоте импульсов раздражения 100 в секунду. К этому раздражению от времени до времени присоединяется краткое раздражение с электрода А с частотой 250 в секунду. Это раздражение отвечает уже пессимуму частоты, и всякий раз, как оно прилагается к нерву, тетанус в мышце, поддерживаемый импульсами из В, угнетается. Таким образом, слишком частое раздражение из А не только неблагоприятно само по себе для поддержания устойчивого тетануса в мышце, но оно срывает и тот тетанус, который поддерживался умеренными стимулами из В. Пессимизм стимулы из А успевают догнать импульсы,



Рис. 8. Объяснение в тексте.

возникающие из *B*, и сорвать их эффект в мышце. Такой же эффект получается тогда, когда в *A* раздражение будет не слишком частым, но слишком сильным. Это будет демонстрация пессимума силы вместо предыдущего пессимума частоты.

В общем на барабанах кимографа получается запись оптимума и пессимума Введенского в таком виде. Сверху кимографическая запись тетануса. Под ним электромагнитный отметчик *B* указывает время раздражения с электродов *B* с частотой 100 в секунду. Еще ниже электромагнитный отметчик *A* указывает время включения раздражений из *A* с частотой 250 в секунду. Раздражение из *A*, когда оно слишком часто или слишком сильно, угнетает тетанус, поддерживаемый из *B*.

В данном случае демонстрируются оптимум и пессимум собственно для тетануса. В районе значительно более слабых и редких раздражений можно получить подобные же оптимумы и пессимумы для тонуса.

Так, на шкале возрастания стимулирования мы имеем две, а иногда и три области, где дальнейшее увеличение силы и частоты раздражителя приводит не к возрастанию возбуждения и не к усилению эффекта сокращения, но к угнетению.

Для запоминания этих сложных фактов запишем следующую схему, при этом будем интересоваться только видимыми эффектами (рис 9).

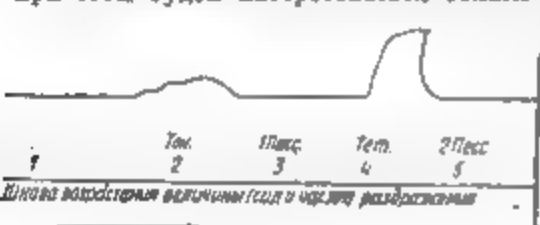


Рис. 9. Объяснение в тексте.

На шкале возрастающих раздражений имеем пять областей.

1) Область подпороговых раздражений. В ней отмечаем отсутствия возбуждения, хотя не знаем, происходит ли оно в скрытом виде.

2) Область «сплавления» (fusion), — область тониче-

ских сокращений; область медленно развивающихся, тягучих, склонных к слиянию сокращений; «сплавление» — где нельзя различить отдельных, поэтому нет суммирования, нет суперпозиции, но можно говорить о суммации сокращений и напряжений.

3, Район торможения тонуса. Несмотря на усиление импульсов, видим ослабление эффекта. Это — первый пессимум.

4) Область тетануса и суперпозиции. При прочих равных условиях (кроме усиления импульсов) мы видим при этих частотах усиление эффекта и на этот раз он является не сплавлением, а суммой своих составляющих. В этом — смысл слова «суперпозиция». При Введенском этот тип сокращения считали единственным способом физиологического действия мышцы.

5) Район торможения тетануса. При этих частотах сам тетанус идет в пессимум. Это — второй пессимум.

Схема основана на том, что шкала с определенными эффектами остается достаточно постоянной для препарата, если он близок к физиологической норме. В течение часов видим приблизительно одну и ту же зависимость эффекта от места шкалы, т. е. при отсутствии функциональных сдвигов, видим одну и ту же зависимость величины эффекта от частоты и силы раздражения.

Когда удалось отдать себе отчет в том, что влияние центральной нервной системы на периферию дает тот же эффект, как при раздражении индукционным током, и что этот эффект не является артефактом (искусственным порождением опыта), да еще когда удалось разрешить вопрос



о физиологическом смысле каждой области шкалы, тогда эта зависимость эффекта от шкалы стала законом.

Мы уже заметили, что область тонических сокращений (первый оптимум) имеет нормальное физиологическое значение для поддержания позы. Здесь нет рабочего эффекта в механическом смысле, ибо нет грузоподъема, а есть лишь удержание груза на постоянном уровне, есть бо́льшая неутомимость, но бесспорно физиологическая активность малочисленнее (Основное указание — появление кровавой мочи при длительной стойке.)

Область тетануса дает яркие эффекты быстрых сокращений и механической работы с грузоподъемами. Это — наша трудовая деятельность по преимуществу.

Так как старая классическая физиология только тетанусы и знала, то ее пороги раздражения были в конце первого пессимизма. Все, что лежало по другую сторону более слабых раздражений, она не учитывала. Основание для такой нечеткости — эффекты лежат в области относительно нежных и легко угасаемых, физиологическая более устойчивых и выразительных эффектов, а, неосторожно усиливая свои раздражения, затрещивала тонические сокращения.

Вильгельм Вундт (физиолог, затем знаменитый психолог), как и многие физиологические учебники, утверждал 1) что нервный центр и нерв работают исключительно по принципу «все или ничего», ибо, не увеличивая тонуса, авторы переходили сразу в район сильных раздражений т. е. в область более мощных отдельных сокращений и продуктов их суперпозиции тетанического типа, и 2, что нервный центр нечувствителен к мгновенным индукционным ударам, к однократным раздражениям, даже сильным (иногда, скажем мы, — именно сильные раздражения и создавали угнетения эффектов). Работники лабораторий так часто чрезмерно доверяют своим экспериментальным приемам и зачастую не замечают того, что именно экспериментальными своими приемами вносят патологические изменения в объект.

Мельцер (родился в России, работал в Америке) пронаблюдая над утверждением прежних лабораторных физиологов о нечувствительности нервных центров к однократному индукционному удару, — тех самых нервных центров, которые в норме тоник реагируют уже на прикосновение пинетки, дуновение самого легкого ветерка на кожные поверхности. В условиях чрезмерного доверия к своим экспериментальным приемам и при недостаточной самкритике в лабораториях накапливались артефакты, о них говорил Введенский «мы многого не знаем о центрах или знаем неправильно только потому, что не умеем раздражать».

Вернемся к тонической области. Изления в ней шкворном. Если нам очень острожным раздражением удалось найти момент первого тонического эффекта (положим частота 25 в секунду, сила — еще не ощущается лямком, то, вызвав эффект и ослабив ритм до 15, до 10, до 5 в секунду — эффект все продолжается. Только на 3-х — 4-х ударах в секунду тонический эффект оборвется. Чтобы возобновить его, нам нехватит частоты 10—20, нам снова потребуется поднять частоту примерно до 25 в секунду. Но однажды вызванный эффект потом способен держаться при значительном сжигании и частоты и силы импульсов. В соответствии этому позный тонус в наших мускулах сопровождается токами действия, т. е. импульсами из нервных центров, в первые минуты реакции не ниже 20—25 в секунду, но когда поза тела станет устойчивой, она поддерживается значительно более редкими импульсами из центров, 3—4 импульса в секунду. Не увеличивая таких очень редких импульсов, старые физиологи и говорили, что поза — это контрактура, остаток сокращенного состояния от тетануса.

Моторная единица — это отдельное элементарное нервное волокно с кистью тех элементарных мышечных волокон, которые к нему приурочены. (Гистофизиология установила, что на одно нервное волокно приходится целая пачка мышечных волокон, достигающая иногда отношения 1 : 120 и 1 : 165.) Мышца есть целый пучок таких моторных единиц. Возможно, что есть особый сорт моторных единиц, которые обслуживают тонус и особый сорт для обслуживания тетануса. За это говорит такой факт: существует у животных два рода мышц — белые, быстро утомляемые, и красные, мало утомляемые. У высших млекопитающих в одной и той же мышце есть и красные и белые элементы. С нашей шкалой это увязывалось бы так: в районе тонуса действуют, вероятно, только тонические моторные единицы, как наиболее возбудимые. С наступлением первого пессимума тонические единицы затормаживаются; при начале тетануса впервые происходит «гесгашен» для единиц, способных к тетанусу, т. е. призываются в строй уже тетанические моторные единицы, которые менее возбудимы и оттого вступают в область возбуждения позже.

Обязательно ли, однако, думать, что для каждого оптимума есть свой сорт волокон? Что касается нас, то мы, особенно в работах 1934—1935 гг., утверждали и продолжаем утверждать теперь, что процесс двойного оптимума не зависит от двойного



Рис. 10 Объяснение в тексте.

сорта мышц, а складывается в зависимости от меняющейся установки лабильности под действием текущих импульсов в одном и том же субстрате.

Физиологический субстрат под влиянием постоянного взаимодействия ритмических импульсов способен усвоить задаваемый ритм, настроиться на новый лад работы. Поэтому один и тот же субстрат способен и на тонические и на тетанические эффекты. В прошлом году П. И. Гуляев и В. О. Шевелов в нашей лаборатории удалось получить на отдельной моторной единице двойной и тройной оптимум и соответственно им — двойной пессимум. Здесь уже наведомо на одной и той же моторной единице происходит «настраивание» то на тонический, то на тетанический тип реакции.

Спрашивается, что творится в подпороговой области раздражений? Основное значение имеет здесь повторность приложения импульса. Бездейственный вначале импульс, повторный, становится действительным, пороговым.

Это возможно лишь в том случае, если от каждого бездейственного с виду импульса что-то такое остается в субстрате, какие-то следы возбуждения накапливаются в нем. Каждый бездейственный импульс производит в субстрате какие-то изменения. Они складываются, накапливаются. Происходит при этом, впрочем, не простое суммирование, но суммация — «*summation latente*», в которой слагаемые не остаются постоянными величинами, способными к суперпозиции и вычитанию. Поэтому здесь мы говорим не о «суммировании» эффектов, но об их текущей «суммации»; для выражения именно этого понятия Лейбниц вытянул букву *S* в знак интеграла  $\int$ .

Получается впечатление, что физиологический субстрат обладает известной «емкостью» для складывания таких следов скрытого возбуждения «*Aufreicherung*» — как выражались германские физиологи (фон Крис). Зарядившись такими следами от предыдущего раздражения,

субстрат начинает затем отдавать свое возбуждение порциями наподобие конденсатора.

Есть основания думать, что электрический ток является не только характерным проводителем физиологического возбуждения, когда мы наблюдаем его в виде тока действия нерва и мышцы, но он является и фактором проведения, или передачи возбуждения на все новые и новые пункты возбудимого субстрата (нерва, мышцы, миокарда и т. д.). Поэтому изучение законов воздействия электрического тока на физиологический субстрат является принципиально принципиальной задачей физиологии. Знаменитый голландский физиолог П. Ф. Л. Югер установил здесь руководящие закономерности под именем полярного действия тока (физиологического электротона).

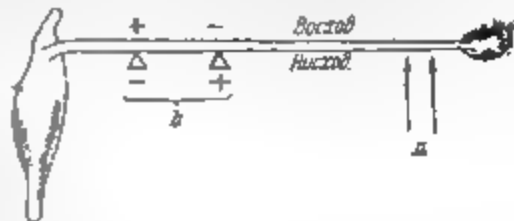


Рис. 11 Объяснение в тексте.

1. Чтобы разобраться в очень сложных эффектах воздействия гальванического тока на нерв, необходимо различать действующие токи, во-первых, по направлению, в котором они действуют на ткань (см. рис. 11), и, во-вторых, по относительной силе их действия на ткань. Физиологические эффекты в виде импульсов возбуждения с раздражаемого нерва к мышце, способные вызвать сокращения последней, возникают лишь в моменты замыкания и размыкания гальванического тока. В зависимости от направления и относительной силы действующего тока эффекты в мышце распределяются так

Ток	Восходящий		Нисходящий	
	замык.	размык.	замык.	размык.
слабый . . . . .	+	0	+	0
средний . . . . .	+	+	+	+
сильный	0	+	+	0

Плюсами отмечаем наличие сократительного эффекта, нулями — отсутствие эффекта в мышце.

Установить эту таблицу полярного закона сокращений было уже громадной заслугой П. Ф. Л. Югера. Установить постоянно в простоте событий — тем более трудная задача, чем сложнее ход событий. В области биологии и физиологии приходится иметь дело с событиями и зависимостями, несравненно более сложными, чем в области физики и химии. Когда закономерность установлена часто эмпирически, наступает вторая задача: понять и истолковать ее.

II В поисках истолкования полярного закона сокращений П. Ф. Л. Югер поставил переменные эффекты в нем в зависимость от изменений функций в нерве под влиянием действующего тока. Эти более или менее длительные физиологические изменения в нерве, устанавливающиеся под действием того или иного полюса гальванического тока, были названы «физиологическим электротоном» и соответственно «аналектотоном» в области анода и «каталектотонном» — в области катода. «Физиологический электротон» П. Ф. Л. Ю-

гера противопоставляется «физическому электротону» Дюбуа-Реймона. В последнем случае дело идет о тех, чисто физических, изменениях в условиях электрической поляризации мышцы, нерва, или физической модели Германа, которые наблюдаются при прохождении через них гальванического тока. Физиологический электротон Пфлюгера сводится к следующим положениям:

«Нерв возбуждается возникающим каталектотом или исчезающим аналектотомом». «Исчезающий аналектротон возбуждает нерв, при прочих равных условиях, слабее, чем возникающий каталектотон». Поэтому слабейшие или физиологически действующих (т. е. пороговые) токи успевают дать эффекты в мышце только при замыкании. Надо несколько усилить токи, чтобы эффекты стали получаться и при замыкании и при размыкании. Но с усилением действующих токов оказывается, что возникающий аналектротон, а при дальнейшем действии тока и исчезающий каталектотон не являются физиологически индифферентными факторами. Если при слабых токах и при редких силах тока это не дает себя заметить, то при более сильных токах и при более продолжительном их действии на нерв обращает на себя внимание угнетение функций нерва в областях, где развивает свое действие аналектротон или прекращается каталектотон. Следует здесь же отметить, что во времена П. М. Сеченова в нашей лаборатории Б. Ф. Верига показал в дополнение к закону Пфлюгера, что угнетение функций нерва в области катода наступает не только от размыкания более сильного и более продолжительного исходящего тока, но и при продолжающемся действии такого тока, когда ток этот очень силен или действует долго. Поэтому, если Пфлюгеровское угнетение в области аналектрита не получало название «анодической депрессии», то угнетение открытое профессором Верига, носит название «катодической депрессии» нерва. В нижней строке поляриного закона сокращения по Пфлюгеру мы видим, что восходящий ток при замыкании не успевает дать эффекта в мышце. Это не потому, что вопреки ожиданию на катоде возбуждение не родится, но потому, что родившееся на катоде возбуждение не может пройти через область анодической депрессии. При исходящем токе волна возбуждения свободно проходит от области катода к мышце в момент замыкания, но в момент размыкания, родившись в области исчезающего аналектротока, она оказывается неспособной пройти через область бывшего катода. Поскольку возбуждение рождается в области катода поляризующего гальванического тока, а в момент размыкания последнего в области бывшего анода т. е. по существу в области катода деполяризационного тока, направленного обратно по отношению к бывшему поляризующему, закон Пфлюгера, очевидно, очень легко согласуется с принципом Пельтье: возбуждающие родятся там, где сильные линии тока выходят из физиологического субстрата. Но вслед за Верига мы должны добавить: слишком продолжительное или сгущенное вытождение силовых линий будет развивать в субстрате угнетение по принципу катодической депрессии.

III. Анодическая и катодическая депрессия функций нерва говорит о том, что в соответствующей области нерва складывается особое физиологическое состояние, которое, пока оно длится, будет поддерживать приходящие волны возбуждения. Бернштейн в поправку воспользоваться этим обстоятельством для исследования вопроса о сроках утомления нерва. В дистальном конце «во нерв подвергается поляризации гальваническим током (см. рис. II). В проксимальном конце «он раздражается индукционными токами с оптимальной силой и частотой. Когда

в «б» более продолжительная и сильная поляризующая создает «блок» (задержку) для импульсов из «а», мышца успокоится, несмотря на то, что нерв будет все время возбуждаться из «а». Спрашивается как долго можно будет получать возобновленное действие нервных импульсов «а» на мышцу путем размыкания блокирующего тока в «б»? Б е р и ш т е й н нашел, что еще 10 мин непрерывной тетанизации в «а» не утомляют нерв, так как при повторительном размыкании за это время блока в «б» нервные импульсы опять и опять достигают мышцы. Если в эти 10 мин нервные импульсы все время доходили бы до мышцы, последняя давно утомилась бы до конца. Так отчасти медленно утомляется нерв! Н Е В е д е н с к и й обратил внимание здесь на следующее обстоятельство: сильный блокирующий ток в «б» может не только поддерживать блок для импульсов нерва, рождающихся в «а», но наверняка и глубоко изменять само вещество в нерве. Поэтому если в опытах Б е р и ш т е й н через 10 мин нерв все-таки и перестанет возбуждать мышцу, то тут дело шло уже не об утомлении, а о грубом изменении вещества в нерве. Если филологический блок в нерве сводится к тому, что в нерве устанавливается под действием гальванического тока особое функциональное состояние, то лишь бы поддерживать это состояние, хотя бы и очень деликатным ток.м, блок будет, вероятно, продолжаться. Действительно, вызвав блок для импульсов из «а» по П ф л ю г е р у достаточно сильным гальваническим током, В е д е н с к и й переходил затем ко все более слабым токам в «б», подбирая практически такие, которые были бы едва достаточными для поддержания блока на рубже. При этом можно говорить о «вороте» для блока в «б», т. е. для поддержания в нерве того местного состояния в «б», которое требуется для задержки импульсов идущих из «а». При такой методике «минимальной polarization» нерв сохраняет свои исходные свойства наиболее долго и как удалось показать, нерв не утомляется еще через 10—12 час непрерывной тетанизации.

На теплокровном животном утомляемость нервов можно показывать отравлением небольшими дозами яда кураре. На этот в небольших дозах парализует двигательные нервные окончания в мышцах, но лишь временно, ибо он постепенно выводится почками. Поддерживая искусственное дыхание у теплокровного, вводит в кровь его дозу кураре и прилагают тетанизирующее раздражение того или иного двигательного нерва, предварительно изолированного от спинного мозга. Тетанусы в соответствующей мышце вскоре прекратятся, ибо наступит блок от кураре, достигший через сосуды к мышце и к двигательным окончаниям в ней. И доводы скоро тетанусы возобновятся, ибо кураре выводится почками. Надо будет дать повторительную дозу яда, чтобы возобновить блок к мышце. Продолжая такой опыт в течение 15—18 час, убеждаешься, что непрерывно тетанизуемый нерв все-таки не утомляется, тогда как мышца утомилась бы давным давно если бы не блок на пути к ней, т. е. если бы она подвергалась действующим нервным импульсам непрерывно.

## ЛЕКЦИЯ VII

### ИСТОЧНИКИ МЫШЕЧНОЙ РАБОТЫ

Вернемся к работе мышцы при различных режимах.

Изотонический режим (режим «равного остаточного напряжения») предоставляет мышце свободу развивать сократительный эффект, можно записать, как сокращение изменится в своем протекании во времени. Все обычные представления о работе мышц имеют в виду именно этот режим.

При изометрическом режиме (режиме «равной меры возбуждения») мышца как будто поставлена в неестественное условие для измерения ее активности ставят например, пружину, по степени раскручивания которой судят о величине невидимого для глаза роста напряжения или тяги в мышце.

В общепитии думают, так же думаем вначале и все мы — что физиологически наиболее естественна а значит принципиально наиболее важна и для изучения — форма активности в виде сокращения. Отчасти этим объясняется, что почти во всех лабораториях преобладают установки для изотонического режима. Из метрический режим представлен обычно одним — двумя приборами, как бы «для курьеза» Ф и К, разработавший в особенности изометрический метод, оправдывал его лишь со стороны чисто теоретических и вычислительных преимуществ: уменьшение активного состояния мышцы учитывается здесь все время в одних и тех же единицах напряжения, тогда как при свободном сокращении, кроме сократительного процесса, известная часть активности остается в форме напряжения, и в общем дело шло бы о суммировании таких слагаемых, из которых одно дано в одних единицах, а другое — в других.

Братья Вебер в свое время очень глубоко и целесообразно подошли к физическому сопоставлению этих двух режимов. Стало ясно, что принципиально наиболее важным является именно изометрический режим.

Переход от покоя к возбуждению прежде всего связан с нарастанием напряжения мышцы, и этот прирост напряжения сказывается в возрастающей способности поддерживать и уравновешивать тяжести, которые стремятся мышцу растянуть. Если прирост напряжения будет вести к тому, что мышца будет способна уравновешивать более значительные грузы, чем те, которые она уравновешивала в покое то, очевидно, эти последние грузы мышца будет не только уравновешивать, но и поднимать, т. е. мышца будет сокращаться. Иско, что наиболее важным в активности мышцы являются именно прирост напряжения а уже второй вопрос, удастся ли нам перевести часть его в кинетический аффект сокращения. Иными словами изотонический режим является производным из основного изометрического режима и предполагает его в своей основе.

Эта точка зрения была почти забыта. Возобновитель ее в нашем столетии — Х и л л — еще молодой британский физиолог, столь известный в наши дни. В настоящее время последовательно этот процесс представляется так:

Под влиянием нервного импульса в мышце в первую очередь возникает механический потенциал напряжения, а уж во вторую очередь на его счет возникает кинетический аффект, в зависимости от условий нагрузки и от внешних текущих препятствий. Если груз уравновешивает напряжение мышцы то видимого эффекта сокращения не получится, вся работа напряжения будет переходить в тепло. Если груз меньше, чем тот, который уравновесил бы мышцу, то мы увидим сокращение, которое нарастает лишь часть из имеющегося механического потенциала мышцы.

Но Х и л л у последовательность факторов представляется в такой схеме



Лет 20 назад, сразу после войны, Х и л л дал следующее объяснение этих переходов (Тогда они казались ясными и простыми, позднее — все оказалось сложнее. Примечательно, что Ме й е р г о ф — немецкий ученый, отделенный от Х и л л а линией фронта, пришел почти к тем же

выводам и сразу же по окончании войны опубликовал эти выводы, столь близкие к данным Хилла, Межергоф и Хилл разделили первую после войны Нобелевскую премию за одно и то же открытие.]

В результате химических реакций ферментативного расщепления гликогена появляется молочная кислота (вспомним Пастёр-Межергофовский цикл). Она действует на белковые структуры мышцы. Под влиянием молочной кислоты белки свертываются и выпадают а если они аннотропны, то могут сокращаться вдоль длинной оси. Анизотропные белковые структуры рождает напряжение укорочение анизотропных тел дает тот механический потенциал, из которого можно уже извлечь кинетическую энергию сокращения и грузоподъема т. е. работу. Здесь так все ясно! Однако сейчас молочная кислота потеряла значение обязательного фактора сокращения доказано, что при заведомом устранении ее напряжение мышцы все равно своевременно осуществляется (Лундсгаард, С. известные поправки, впрочем, теории Вэббера и Хилла остается принципиально правильною и в настоящее время).

Прежде всего несомненно, что мышца есть хемодинамическая, но не термодинамическая машина.

В старину думали, что мышца извлекает свою работу из тепла подобно паровой машине и термодвигателям.

Фик доказал, что это не так. Его теорема — здесь одна из наиболее четких в физиологии. Принципиально вопрос в том: какая часть освобождающейся энергии организма фактически успевает превращаться в полезный кинетический эффект? В паровых машинах этот, так называемый коэффициент полезного действия  $= 5-11\%$ . А в мышце — давние измерения, как и новые показывали неожиданно большой коэффициент полезного действия  $= 25\%$ .

Фик рассуждал так: если мышца есть термодинамическая машина, то к ней должны быть применимы основные термодинамические принципы Карно, в том числе непосредственная зависимость полезного коэффициента от того, какими максимумом теплообразования машина располагает, и до какого минимума она способна исчерпывать это тепло в своем рабочем цикле.

Полезный коэффициент термодвигателя есть отношение разности абсолютных температур максимум и минимум, какими располагает двигатель, к абсолютной температуре максимум. В общем виде имеем отношение:

$$\eta = \frac{T - T_1}{T - 273},$$

где  $\eta$  — степень утилизации коэффициент полезного действия.

Каков будет  $\eta$  в мышце, если исходить из максимальной температуры  $38^\circ$ , минимальной  $37^\circ$ ? Он будет равен  $0,003$ . Такой был бы  $\eta$  в мышце, если бы мышца была тепловым двигателем. Если же взять  $\eta = 0,25$ , как это было найдено для мышцы в действительности, тогда, согласно с циклом Карно, в мышце должны быть скачки от  $T = 140^\circ$  до  $T_1 = -39,5^\circ$ .

Так путем *reductio ad absurdum* Фик с точностью доказал, что мышца не может быть тепловым двигателем.

Тогда стала намечаться теория хемодинамической машины, т. е. такой, в которой химическая энергия непосредственно может переходить в тепло.

Беряштейн и д'Арсонваль выдвинули теорию набухания и сжатия. Анизотропные тела мышцы набухшие от перехода в них воды, заставляют мышцу сокращаться. Количественная проверка этого качественного предположения опять-таки показала, что эффекты набухания и, фактически имеющихся анизотропных элементах мышцы должны быть

ничтожны. Так, Бернштейн, подобно Фикку, применил могучий метод Гарнея — метод количественной критики для качественного правдоподобия.

Последняя редакция Хилла представляла эту хемодинамическую машину так. Молочная кислота, воздействуя на поверхность мышечных белковых цилиндров, увеличивает в них поверхностное натяжение, потенциальная энергия поверхностного натяжения переходит частично в сокращение.

Но вот стало известно, что сократительный процесс и процесс напряжения, который за ним кроется, оказались возможными в мышце без молочной кислоты (Пундсгаард). И Хилл признал, что, зная химический источник мышечной активности и конечное состояние ее в виде механического напряжения и сокращения, мы должны признать, что механизм превращения химического потенциала в механический остается для нас пока terra incognita.

Нужно упомянуть новейшую теорию биохимика Майера (Германия), которая привлекала много сторонников своей нежиданной правдоподобностью. Эта схема Майера — Фикшера Вебера представляет мышцу, как электродвигатель. Представляют, что важнейший мышечный белок миозин — полипептид имеет амфотерные свойства, т. е. он есть соединение, которое при избытке щелочи ведет себя, как кислота, а при избытке кислоты ведет себя, как щелочь. Это значит, что кроме тех основных и кислотных групп, которые затрачены на сцепление пептидов в полипептид, миозин обладает еще и свободными основными (аминными) и кислотными (карбоксильными) группами. В момент, когда заряды среды приблизительно соответствует зарядам белка, он будет сохранять в себе и кислые и щелочные свойства. И можно себе представить, что в этот момент он начнет, пожалуй, действовать своими положительными зарядами на свои же отрицательные заряды. Белковая молекула от этого внутреннего замыкания деформируется, развивает в себе как бы эластический потенциал, сжимается, т. е. электрические силы вызывают механическое напряжение и движение, и мышца представляется, как электродвигатель. Электрохимическое состояние переходит в напряжение.

А когда релаксируется это внутреннее напряжение и деформация, и тот же момент молекулы должны падать выпадение на раствора, ибо они держались в растворе в особенности своими односторонне-кислыми или односторонне-основными свойствами.

Ритчи (Англия) углубил и проверил эту теорию математически. Количественно она получила веские подтверждения теоретически вычисленным на ее основе и п. д. близок к тому, что мы имеем для мышцы практически.

За счет какого же химического потенциала работает мышца? Каков, конкретно, материал, рождающий потенциал напряжения и действия? Проще всего было бы считать, что материал этот — тот, который в мышце преобладает, т. е. белки (Так считал Либих, основатель биохимии). Но еще героический поход на Альпы двух ученых стариков — Фикша и Вислиценуса, и голодающие собаки Пфлюгера (см. наша лекция об обмене веществ) показали, что 1) в условиях нормального питания организм совершает экстремную работу не за счет белка, но заведомо за счет безазотистых материалов (Фик), 2) в условиях голодания белок может тратиться на работу, но при малейшей возможности заменять его, организм пускает в ход более дешевые материалы (Пфлюгер). «Белку в организме и без того слишком много работы».

С момента открытия Пастёр-Мейергофского цикла был перестроен весь вопрос о реакциях в мышце. Вспомним, что на гликоген



через гексозы при расщеплении в триозы получается молочная кислота (HL).

Она частью своей регенерирует вновь по направлению к гликогену, ради чего другая часть молочной кислоты разрушается с освобождением энергии.

## ЛЕКЦИЯ VIII

## ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЫШЦЫ

В опытах Пфлюгера подчеркнем важную черту: количественную оценку рабочей затраты белков, жиров и углеводов. Для этого он применил принцип английского колеса употребившегося для каторжного наказания (см об этом в соответствующей лекции по обмену веществ). Любая работа, если она осмысленна — она приятна. Ею не накажешь. Для каторжной работы старались создавать труд бессмысленный. Придумали «белку в колесе», такой механизм в котором «белка» поставлена в необходимость перемещаться последовательно с одной лопасти на другую, тем самым поддерживая вращение колеса и выработку кинетической энергии, которую можно измерить, лампачная, например, на вал вращаемого колеса определенный груз. Пфлюгер и воспользовался таким механизмом, чтобы заставить своих голодающих собак при наводной работе, точно учитываемую. При частичном голодании, когда животное получало только фибрил, замечали, что ничтожная работа дает уже сдвиг азотистого равновесия. Т.е. организм в добычании нужной энергии быстро приспособляется, если нет безазотистых продуктов под руками, он идет на то, чтобы разрушать хотя бы и самое дорогое — белки, только бы не прерывать работу.

Затем Пфлюгер начинал давать одним из собак жиры, другим — углеводы, при этом белки быстро вырвались из расхода, количественно вымещаясь дешевым безазотистым материалом (в количествах эквивалентных работе). Таковы выводы Бликса и физиологической школы Пфлюгера, добытые интегрально в больших масштабах и на больших группах животных.

Но наряду с этим до недавнего времени не было точной дифференциальной химии мышц.

Наблюдали, что в изолированной мышце при работе тратился гликоген. В то же время *in vivo* — в целом организме видимой траты гликогена в работающей мышце не получалось. В следующие годы уследили по мере того, как мышца работает в условиях кровообращения, гликоген тратится не в ней, а в печени, и в количествах, пропорциональных работе.

Еще при Кюд Бершаре знали, что печень может быть снабжена гликогеном свыше  $10\%$  ее массы, тогда как в мышце в самых крайних случаях (волк, здоровый пес) количество гликогена доходит лишь максимум до  $1\%$ , и это малое количество как будто очень прочно удерживается. Современные данные таковы.

При работе тратится конечно, гликоген на месте работы, в мышце, но в условиях кровообращения он так же быстро восстанавливается, как тратится, не показывая заметной убыли этого  $1\%$  у волка,  $0.5\%$  у человека.

Хотя, как мы знаем, в результате Пастер-Мейергофского цикла, гликоген в мышце и восстанавливается, но восстанавливается лишь частично; эта постепенная убыль мышечного гликогена пополняется мышцей из крови немедленно: она откидывает сахар из крови, кровь, депонирующая его, забирает его из гликогена печени. Что же касается печени, она запасает гликоген широко, независимо от текущих потребностей.

Еще недавно — примерно в 1923 г. — после открытия Пастер-Мейергофского цикла и работ Хилла, многие физиологи полагали, что

цикл этот решает все вопросы, связанные с сокращением мышц. Подозрение на «перпетуум мобиле» отпадает потому, что мы определенно знаем, за счет какого источника энергии восстанавливается гликоген. Первая фаза цикла — постепенное ферментативное расщепление гликогена — поставляет энергию независимо от присутствия кислорода — это аналог брожения в отсутствии кислорода — и вместе с тем подготовка к дыханию (см. рис. 12). В цепи реакций получаются все более легко окисляющиеся продукты вследствие расщепления и благодаря передаче водорода в сторону все более жадного на водород сродства, и лишь в конце этой лестницы происходит встреча с активным кислородом, который окисляет последние продукты расщепления гликогена. В утомленной мышце достаточно ожечь<sup>1</sup>, полученной молочной кислоты, чтобы восстановить<sup>4</sup> гликоген. В утомленной мышце требуется для восстановления гликогена все большие количества молочной кислоты, т. е. гликоген восстанавливается с большими потерями энергии в виде тепла, что мы замечаем ощущаем на себе в виде повышенного теплообразования при изнурении от усталости.

Так решались с помощью Пастер-Мейергофского цикла вопросы усталости, восстановления гликогена и др. — даже сам механизм сокращения мышц в виде укорочения анизотропных тел под влиянием молочной кислоты.

Тем более приятным нам та неприятность и разочарование, которые получились в 1929 г., когда Лундсгаард (Дания) решил попробовать, что произойдет при блокаде гликогена, когда, например, соли м.н.бромуксусной кислоты или монохлоруксусной кислоты парализуют ферментативные процессы расщепления углеводов, т. е., когда заведомо устранено образование молочной кислоты и всех промежуточных продуктов (здесь та же задача, которую Пфлюгер решил на целом организме, ставилась для отдельной мышцы для самих химических реакций рабочего обмена, если Пфлюгер нашел, что мышца в организме может работать на белках то здесь выяснялась химия этой возможности).

Мышца лишена углеводного обмена, приблизительно с 30-го сокращения начинает задерживаться на некотором остаточном сокращении. К 80-му сокращению мышца, сократившись, уже не может расслабиться, и в этом положении кончается, замирает в состоянии сокращения. В это время в ней накаплиются фосфорная кислота и креатин.

Вывод за счет чего-то мышца способна и без гликогена поддерживать работу, но не надолго, ее хватает лишь на 60—80 сокращений.

Как же представить себе это сокращение без траты гликогена? Откуда получаются в результате эти соединения — фосфорная кислота и креатин?

Открылось, что в мышце всегда присутствует некоторый запас креатинфосфорной кислоты.

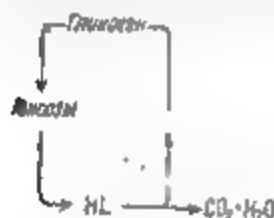
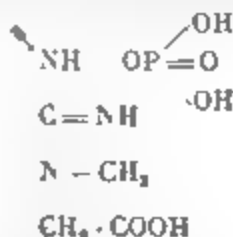


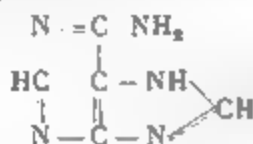
Рис. 12. Объяснение в тексте.



По месту, указанному стрелкой на рисунке, всегда происходит распад молекулы на креатин и фосфорную кислоту, по этому же месту происходит и регенерация креатинфосфорной кислоты.

Но ведь креатин — белковый продукт. Значит, вновь найден тот же Пфлюгеровский вывод: за отсутствием дешевого гликогена, мышца может использовать белковые продукты, в частности креатинфосфат; но его хватает не надолго, если он не имеет средств ресинтезироваться, средства же к ресинтезу даются ему из процесса распада гликогена, за счет экзотермии гликолиза. Таким образом, в присутствии гликогена и гликолиза по мере работы мышцы расхода креатинфосфата мы и не замечаем, так как он все время ресинтезируется, пока есть под руками гликогенный обмен. Наглядно учитываемый расход вещества в работающей мышце в норме будет ложиться все-таки на гликоген.

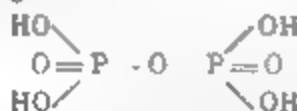
В самом конце двадцатых годов Ломан обратил внимание еще на новое вещество, играющее также важную роль передаточной инстанции для химической энергии гликогенного обмена в сторону образования механического потенциала мышцы. Это аденил-пирофосфорная кислота, или аденозинтрифосфат. Аденил-пирофосфорная кислота — очень своеобразное вещество в составе которого, на удивление прежним физиологам, оказалась пентоза (Считалось, что из углеводов в организме животных могут быть только гексозы). Вот формула этого соединения, где видна его сложная природа:



аденин, продукт белковой химии из группы пуриновых оснований, близких к ядерному веществу;



пентоза

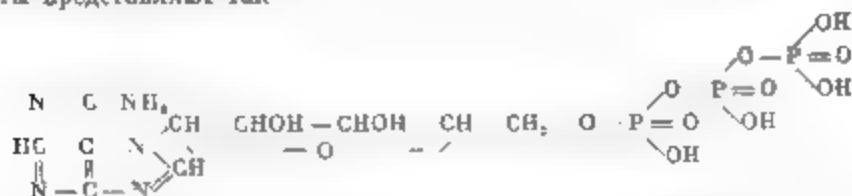


фосфорная кислота,

Появление эфира с пирофосфорной кислотой является всегда признаком, что молекула вступила в активное состояние — состояние мобилизованности.

Опять перед нами вещество белкового характера, но вместе с углеводного и минерального (приобретая минеральный компонент, оно становится чрезвычайно активным).

Последующие детальные исследования показали, что аденилпирофосфат, расщепляясь при сокращении мышцы на ортофосфорную кислоту и адениловую кислоту способен регенерировать чрезвычайно легко, если рядом идет распад гликогена, хотя бы и не было кислорода. Энергия анаэробного распада гликогена достаточно, чтобы аденилпирофосфат успевал регенерировать. В целом молекулу аденилпирофосфорной кислоты представляют так:



Но экзотермическая энергия распада аденилпирофосфата в свою очередь достаточна для того, чтобы регенерировать креатинфосфат. Значит, креатинфосфат будет активно охраняться, т. е. постоянно восстанавли-

ваться за счет распада аденилфосфата, пока аденилпирофосфат не исчерпается. Но он также будет восстанавливаться до тех пор, пока есть ферментативный распад гликогена, даже и без кислорода. В настоящее время взаимоотношения между углеводным, креатинфосфатным и аденилпирофосфатным процессами представляются так, как показано на рис. 13.

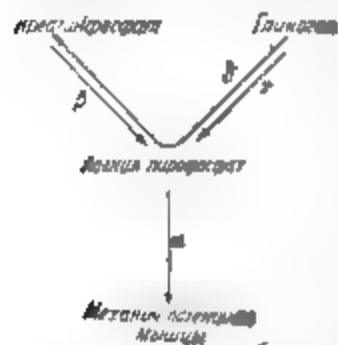


Рис. 13. Схема связей между реакциями аденилфосфатного, креатинфосфатного и гликогенного обмена в мышце по В. А. Белице и Механический потенциал в мышце складывается ближайшим образом вследствие распада аденилфосфата (стрелка а). При наличии креатинфосфата фосфатная аденилфосфат немедленно ресинтезируется (стрелка б). С этой целью продолжением работы мышца является и дело более инертный гликогенный обмен. Им поддерживается ресинтез аденилфосфата (стрелка в). Очень быстро совершающийся выдох табличной при этом расщепления аденилфосфата и его восстановления на счет креатинфосфата (стрелка г) превращается тогда с прекращением возбуждения мышца по начавшийся гликолиз продолжается некоторое время «запасывает» причем избыточные фосфатные группы через аденилфосфат идут на ресинтез истощенного фосфата (стрелка д).

рых, несмотря на многочисленность и сложность участвующих реакций, циклы приходят так экономно к определенному рабочему результату?

Дело в организации! Лишь тонкая химическая организация внутриклеточного хозяйства может привести к такой стройности и порядку, подобно тому, как организация реакций в данковском элементе обеспечивает стройную работу гальванической ячейки в течение многих и многих дней, тогда как все те же вещества, слитые вместе в ведро, дали бы лишь краткую вспышку тепла и грязь, из которой никаким путем не извлечь прежнего, такого нужного эффекта.

Мы видим, как углеводный цикл мышца тесно сцеплен с циклами белкового обмена. На схеме нисходящая часть Пастер-Мейергофского цикла, т. е. небольшая часть экзотермии углеводного обмена, окутывает собою полностью восстановление работоспособности в циклах аденилфосфата и креатинфосфата. Освобождающаяся на этих последних циклах фосфорная кислота служит возобновлению атаки на гликоген. Начавшаяся реакция наклонная сама себя поддерживать своими продуктами. Перед нами пример того, что надо назвать физиологической инерцией. Промежуточные реакции служат, по выражению Эгглетона, «передаточными блоками» для сообщения энергии от углеводного потенциала к механической мышца.

Эта сцепленность циклов и объясняет, почему последователи андала в свое время только гликогенный расход, считая нерушимым белок. В самом деле белки непрерывно восстанавливаются за счет (в конечном итоге) энергии распада гликогена. Последнее обеспечивающее топливо все таки в гликогене. Он и оказывает легко заметный расход в мышце.

Так становится понятным и микрореакциях то, что в макрореакциях было установлено. Пфлюгером на голодающих собаках.

Нужно, конечно, помнить, что эти схемы — страшное упрощение, за каждой стрелочкой скрывается громадное разнообразие переходных реакций, новообразующихся молекул и ферментативных влияний.

Вновь возникает вопрос, как возможна согласованная работа такого большого числа посредников, осуществляющих такие сложные системы реакций? Чем обеспечивается такой порядок, сложность, в силу кото-

Чем больше веществ участвует в сложной системе реакций, тем резче подчеркивается значение организации в пространстве и времени для того, чтобы направить и утилизировать энергию.

Когда так много деятелей, когда так много частных реакций между ними (которые должны быть как-то особенно расположены, чтобы не было беспорядка), тогда велика вероятность разбоя, нарушения, спутанности.

Чем больше и многообразнее система по содержанию, тем больше сопротивление порядку внутри ее, тем больше инерционность, которую надо преодолеть, когда система пускается в ход или перестраивается. Чем множественнее система, тем труднее навязать ей определенный ритм работы со стороны.

Чем инерционнее исходная химическая система, тем более на ее фоне (на фоне ее сопротивления) будет выражен эффект усваивания ритма и навязывание ритма со стороны. Я хочу с этой стороны подвести вас к понятию физиологической лабильности.

Лабильность системы — это скорость, с которой система успевает закончить определенный полный круг. Иначе, лабильность — это количество законченных рабочих циклов, которые система может полностью осуществлять в единицу времени.

На фоне предварительной инерционности более резко, более выпукло видно усвоение ритма, когда оно достигнуто.

Таким путем мы близко подошли к оценке мышечных систем по степени лабильности, т. е. по скоростям заканчивания рабочих циклов в них.

Самый сподручный, простой и самый старый способ оценки лабильности мышцы — нанесение одиночного индуцированного удара, чтобы вызвать отдельное сокращение и оценить его длительность.

Примеры длительность полного сокращения и ответ на отдельное мгновенное раздражение

<i>M. gastrocnemius</i> лягушки . . .	0.1 сек	Цифры напоминают нам о быстрых и медленных движениях черепахи
» » черепахи . . .	0.6 »	
<i>M. biceps brachii</i> лягушки . . .	0.15 »	
» » черепахи . . .	0.9 »	

Еще пример для контраста

Гладкая мышца желудка лягушки 75.0 сек  
Мышца крыльев насекомых 0.003—0.04 сек

Мышца крыла насекомого, как видно, способна проделать до 300 рабочих циклов в секунду, мышца желудка лягушки — еще и в минуту не успевает закончить свой один рабочий цикл.

Вот яркий пример разной лабильности.

Как представлять себе более конкретно «химическую организацию» клетки, обеспечивающую налаженное экономическое хозяйство в ней при всем том многообразии материалов и реакций, которые делают бы более вероятным состояние беспорядочного расходования освобождающейся энергии? Требуется, чтобы вещества в клетке, подобно веществам гальванической ячейки, расположились в определенном порядке с обеспечением того, чтобы продукт предыдущей реакции с определенной скоростью поступал в область протекания последующей реакции, а эта, в свою очередь, использовала в срок свою исходную активную массу, дабы не засорялась работа всей системы. Малейшее «западание» одной из реакций грозит дезорганизацией всей системы. Словом, дело идет об определенном распределении веществ и реакций в отдельных областях клетки, о неприменимой гетерогенности внутриклеточной среды, о согласованных скоростях адсорбции и связывания растворенных веществ к структурным

поверхностям в одном месте, о столь же согласованных скоростях освобождения продуктов со структурных поверхностей в другом месте, о строго обеспеченной срочности ферментации на активных поверхностях в третьем месте. По всей вероятности, никому другому, как белкам с их структурным многообразием, принадлежит главная роль в обеспечении активных поверхностей и поверхностей раздела для срочного протекания промежуточных реакций внутри клетки ради срочного и экономического обеспечения рабочего результата.

# ЛЕКЦИЯ IX

## ТОКИ ДЕЙСТВИЯ МЫШЦЫ И НЕРВА

Теперь когда мы просмотрели химическую сторону реакций в мышце, мы можем разобратся в тепловом эффекте мышцы.

Мы видели здесь экзотермические реакции распада и эндотермические реакции ресинтеза.

Сейчас нам будет понятна схема Хартри. (Старый колонкальный инженер, на слоне лет приглашенный Хиллом в лабораторию

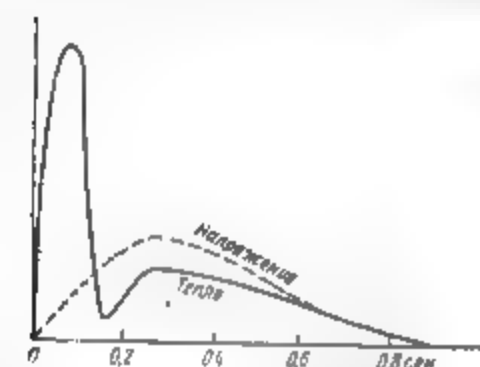


Рис. 14. Отношение во времени между развитием теплообразования и напряжения в то короткое лагушн при одиночном изометрическом возбуждении при 0° С по Хартри).

и давший очень много для микроизмерений теплообразования и времени протекания его при возбуждении мышцы.)

Схема (рис. 14) сопоставляет во времени напряжение с теплообразованием мышцы. С началом возбуждения возникает прирост напряжения (tensio).

Одиночному приступу возбуждения соответствуют два «горбика» теплообразования: а) «начальное теплообразование» и б) «задержанное теплообразование», по следнего может и не быть, если мышца работает в анаэробных условиях.

Значит «а» — это теплообразование от ферментативного расщепления, главным образом, гли-

когена, так как другие циклы (креативный и пр.) в результате своего полного ресинтеза дают ничтожные тепловые утечки.

Второе теплообразование зависит от окислительных процессов. Если мы внесем мышцу в аэробные условия хотя бы по окончании напряжения — эта, уже не работающая более мышца даст этот второй тепловой эффект. Мышца работает как бы в долг. Она сохраняет в себе те продукты, которые в ней накопились, и реализует их для ресинтеза, хотя бы и после большой отсрочки. В этом смысл отставленного теплообразования. Мышца долго — 15—20 мин — может работать без кислорода, а затем, когда появится кислород, образовать задержанное тепло и ресинтезы.

Площади, ограниченные кривой начального теплообразования и кривой задержанного теплообразования, почти равны между собою. Вторая лишь растянута во времени. Начальное теплообразование мышцы соответствует приблизительно 0,0033 cal на 1 г мышцы. Задержанное столько же. Общее теплообразование на отдельное сокращение, таким образом, около 0,007 cal на 1 г мышцы.

В отсутствие кислорода мы будем получать в мышце накопления молочной кислоты. Но она не будет ни окисляться до  $\text{CO}_2$ , ни ресинтезироваться до тех пор, пока не дадим мышце кислород. HL будет накапливаться и, если только мышца не будет перегружена отравлена молочной кислотой, — это накопление при даче кислорода используется для бурного окислительного процесса. произойдет частичное сгорание накопленной HL и ресинтез гликогена. т. е. произойдет процесс реставрации тканей за счет кислорода, произойдет перезарядка потенциала катаболизма сменится анаболизмом, который развивается во времени совсем с другими скоростями и может быть, как мы видели, надолго отсрочен во времени, в то время как целые ряды сокращений мышцы могут осуществляться за счет ферментативного катаболизма (расщепления) мышечного вещества. Важно, что организм не ждет исламного восстановления своих ресурсов для того, чтобы вступить в текущую часто не терпящую отлагательства работу. Кислород требуется не на производство текущей работы как это вышло по Лавуазье, а на поддержание длительного запаса потенциальной энергии и долговременной организации клетки — клеточных архитектур обеспечивающих экономическое течение правильного обмена веществ и энергий в клетке.

При таких условиях мышца расходует энергию более экономно, — при тонической или тетанической ее эксплуатации.

Чем большую часть освобожденной энергии удалось превратить в работу тем экономнее употреблена энергия клетки. Поэтому, тоническое употребление имеет ничтожный КПД, ибо кинетический эффект здесь почти равен нулю. В тетаническом употреблении скелетной мышцы оптимальные условия дают 25%, полезного действия как и для сердечной мышцы. Но нельзя думать что остальные 75% энергии превращающейся в тепло, — физиологически бесполезны, как бесполезно тепло, которое рассеивается в машинах. В организме эти 75% идут на поддержание необходимого телу теплообразования. Вспомним что главный согреватель тела — поперечно-полосатые мышцы. Даже при строго постельном режиме они дают неподвижному организму до 1000 калорий тепла в сутки. Многие процессы в организме (пищеварение, та же ферментация в тканях) требуют постоянной температуры 37-38°, а для поддержания ее нужен постоянный источник теплообразования. Значит, тепло в организме не рассеивается без пользы в пространство.

Отсюда расход энергии и на тоническое употребление мышц никак не может снижаться под «бюджетчик» в машине. К тому же вспомним, что для поддержания тонической деятельности требуются ничтожно малые частоты нервных импульсов ничтожно слабые импульсы. Значит, крайне растянуты во времени и образование напряжений и само теплообразование.

Скорости расхода энергии для поддержания постоянной позы так малы, что часто ставят ученых в тупик. Казалось, что, раз сократившись, мышца более не требует энергии совсем, а катается и напряжена только потому, что не имеет возможности расслабиться. В связи с этим уместно вспомнить понятие и термин Бейлиса, по которому толую может сводиться не на «Contractio» и «Spasmodus», но на «Spertung» «напряжение». Мышца в тонусе подобна подтяжкам или вантам в парусном такелаже, раз подтянутые ванты держат снасть без дополнительных усилий. Так, по мнению Бейлиса, и мышца способна удерживаться на сокращенное состояние и в нем удерживаться надолго без траты энергии.

Какие же силы ее могут удерживать в сокращенном состоянии? Первое естественное предположение — что «спертунг» удерживается за счет

вязкости, вязкозности, или внутреннего трения в веществе мышцы. Мы знаем, что вязкость мышцы можно изменить, например, массажем. Под влиянием импульсов, изменяющих вязкость, мышца тоже то «распластывается», то «затвердевает», устанавливает различные степени внутреннего трения.

Задачей этих «сперристов» является длительное поддержание стойки тела в поле силы тяжести, для чего не требуется больших напряжений. Если же человек активно держит тяжести, хотя бы и вполне неподвижно, то это уже не «сперрит» а активный изометрический тонус, при больших же нагрузках — изометрический тетанус.

Яркие примеры «сперристов» дает сравнительная физиология. Бейлис указывал, что у андрюш можно с большими усилиями приоткрыть створки раковины, растянуть замыкающую мышцу до произвольной степени — и она закрепится в этом новом положении, т. е. мышца андрюш способна закрепляться на различных степенях своего растяжения и оставаться часами, поддерживая приложенные грузы (до 1 кг) без каких-либо признаков утомления, а главное, без увеличения газообмена. Можно думать, что тоническая реакция мышцы вызванная слабыми редкими импульсами с частотой 20—25 в секунду и сверхтонус поддерживающаяся еще и тогда, когда частота импульсов постепенно снижалась до 6—5 в секунду, при известных условиях способна непрерывным переходом продолжаться в «сеггерг». Полая продолжается, эксплуатируя вязкость при добавке очень редких и очень слабых импульсов со стороны нервной системы.

Мы интересовались мышцей как теплообразователем.

Совсем кратко скажем, что можно уследить похожие закономерности и в нерве, но совсем в иных соотношениях.

Если в мышце в ответ на самый краткий пороговый импульс образуется на 1 г мышцы 0,0033 cal во время начального теплообразования, то на отдельный приступ возбуждения в нерве образуется тепла в 10 000 раз меньше.

(Легко представить каких трудов стоило измерить эти величины и отделить их от побочных влияний настолько, чтобы быть уверенным в физиологической природе такой порции отдаваемого тепла.)

Скоро обнаружилось, что и в отношении нерва приходится говорить о «начальном» и «задержанном» теплообразовании. Только здесь оно совсем иначе распределено во времени: лишь 4% идет на начальное и 96% на задержанное теплообразование. И если сначала была попытка отождествить смысл начального теплообразования с таковым же у мышцы, то уже эти проценты указывали на иную природу его.

Вспомним три фазы тока действия (рис. 6)

- 1) спайку, выражающую большой отрицательный потенциал; длится доли секунды,
- 2) положительный потенциал и
- 3) вновь отрицательный потенциал.

Гассер в 1938 г. нашел, что начальное теплообразование cal в нерве приходится не на спайку (sp) и не на прилегающую к нему следовую электроотрицательность (al), а на положительный потенциал (ar); задержанное же теплообразование «be» приходится на длительный второй отрицательный потенциал тока действия (al). При этом задержанное теплообразование может совсем не проявиться, если нерв находится в неблагоприятных условиях (наркоз, отсутствие кислорода и т. д.).

Спайку настолько физиологически самостоятельным, что они в течение многих часов могут протекать без заметного изменения и утомления.

При помощи чего передается возбуждение в нерве, т. е. первая сигнализация?



Конечно, при помощи спайков, т. е. начальных отрицательных потенциалов. И если только 4% тепла приходится на начальные и главные фазы возбуждения нерва, то это одно уже говорит нам, что здесь нет химических реакций. Хилл нашел, что этот процесс есть лишь сдвиг молекул, — чисто физико-химический процесс.

Выходит, что нерв для текущей своей работы в организме, для производства сигнальных спайков в химическом расходе не нуждается.

Для чего же здесь этот хвост в виде задержанного теплообразования, которое обусловлено, наверное химическими реакциями?

Химические реакции в нерве требуются для поддержки долговременных архитектур. Эти архитектуры способны без заметной порчи чрезвычайно прочно и долго служить для проведения спайков, но все таки постепенно изнашиваются.

Какова природа спайка? Надо полагать, что это поляризационный и деполяризационный процесс передвижки молекул. Нерв может неустойчиво поддерживать эти процессы, т. е. длительно производить ряды спайков, а стало быть и осуществлять сигнализацию.

Вернемся к понятию лабильности. Оно является для нас параметрическим понятием, т. е. тем, что дает возможность измерять и что доступно измерению.

В привычном обиходе у химиков под лабильностью понимают простую изменчивость. Говорят, например, что алло-форма соединений лабильна, т. е. изменчива, тогда как кето-форма стабильна и прочна.

Мы же говорим, что нерв более лабилен, чем мышца, однако это никак не значит, что он более изменчив в своих функциях, чем мышца.

Причина таких как будто противоположных, тождественных лабильности в действительности очень проста и незамысловата. Когда у химиков дело идет о мономолекулярных реакциях, то ясно, что, чем быстрее реакция, тем она более скоро расходует исходное вещество. Здесь лабильность и изменчивость совпадают. Но это так только для простейшего случая. В физиологии отдельные мономолекулярные реакции — редкие исключения. Для физиологии типичны не одиночные реакции, но циклы, т. е. цепи сопряженных реакций с возвратом в исходное положение. И здесь та же самая логика заставляет говорить, что чем скорее цикл возвратится в исходное состояние, тем выше лабильность и тем прочнее будет обеспечено исходное состояние.

Физиологическая лабильность — это относительная скорость возврата в исходное состояние.

Какую реакцию в ткани по скорости протекания надо считать характеристикой лабильности? Ту, которая для данной ткани наиболее физиологически специфична. Для нерва, мышцы — это будут спайки. Наиболее точным будет здесь электрическое измерение количества спайков в единицу времени. Дело пойдет о максимальном числе спайков, который нерв способен выместить в единицу времени, это приблизительно 500 спайков в секунду. Таково математическое выражение лабильности.

Есть основание сказать, что нерв неустойчиво лабилен и нерв может держаться на одном уровне в течение многих (10—12) часов при постоянном раздражении. И только с утомлением нерва наступает падение лабильности. Но это — уже не утомление, а смерть, вызванная часами пребывания в препарированном состоянии, при прогрессирующем изменении структур нерва, оторванного от своей клетки. Относительно огромное задержанное теплообразование нерва должно скрывать в себе какие то физиологически важные дополнительные реакции обмена веществ специального назначения. В 1934 г. Ухтомский высказал предположение, что именно здесь, в фазу задержанного теплообразования происходит выделение тех спе-

цельных инкретов нервного субстрата, которые поднимают лабильность действующего субстрата на ходу его работы. Дело идет о выделении не «медиаторов» (посредников нервной сигнализации), но инкретов — мобилизаторов лабильности в действующем субстрате, который на ходу действия приобретает способность проводить более высокие ритмы, чем было до работы и в самом начале работы.

## ЛЕКЦИЯ X

## ПАРАМЕТР ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБИЛЬНОСТИ

Мы пришли к выводу, что во всякой ткани важно знать относительную скорость завершения цикла возбуждения, знать лабильность, т. е. скорость, с которой ткань, отреагировав, способна вернуться к исходному положению. Если раздражение придет раньше, чем ткань вернется в исходное положение, она не сможет возбудиться, т. е. не будет готова реагировать попрежнему. Целые ряды импульсов будут проходить без очередной реакции, если частота их превышает лабильность ткани. Еще раз подчеркнем: чем лабильнее ткань, тем менее она изменчива в своей первоначальной функции, т. е. функционально более устойчива и менее утомима.

Чем скорее реагирует ткань, тем меньше нужно время, чтобы после приложения раздражающего электрического тока началось возбуждение. Этот минимальный интервал времени, потребный для того, чтобы раздражающий ток успел провалиться в ткань до изменения, которые необходимы для возникновения в ней «тока действия», немцы называют «*Latzenz*», французы — «le temps utile» — «полезное время». Полезное время обратно пропорционально силе раздражения.

Минимальную силу раздражающего тока, которая способна вызвать видимое возбуждение, мы называем пороговой силой раздражения. Усиленный вдвое пороговый ток вдвое сократит и полезное время. Вот это время, вдвое более короткое, чем то, которое было при пороговой силе тока, — очень удобно для характеристики лабильности ткани, т. е. для измерения быстроты возникновения возбуждения. По предложению Лапика оно называется «хронаксия» (время  $\tau$ ). Значит, хронаксия — это время скрытого возбуждения при раздражении ткани таким током, сила которого вдвое больше пороговой.

## Примеры хронаксии

для лягушки лягушки	$\tau = 0,0035$ сек
» » жабы	$\tau = 0,0045$ »
» сагитального нерва лягушки	$\tau = 0,0003$ »
» » » жабы	$\tau = 0,0004$ »
» м. gastrocnemius лягушки	$\tau = 0,0003$ »
» » » жабы	$\tau = 0,0009$ »
» мышцы плеча краба	$\tau = 0,0011$ »
» сердечной мышцы лягушки	$\tau = 0,003$ »
» пучка Гиса в сердце лягушки	$\tau = 0,009$ »
» сердечной мышцы черепахи	$\tau = 0,009$ »
» пучка Гиса в сердце черепахи	$\tau = 0,029$ »
» сердечной мышцы собаки	$\tau = 0,002$ »
» пучка Гиса в сердце собаки	$\tau = 0,006$ »
» гладкой мышцы желудка лягушки	$\tau = 0,1$ »

## Человеческие мышцы

флексоры руки	$\tau =$ от 0,00016 до 0,00008 сек
экстензоры »	$\tau =$ от 0,00022 до 0,00016 »

Изменения величины хронаксии во время онтогенетического созревания человека:

	новорожденный	взрослый
м. <i>deltoideus</i> . . .	$\tau = 0,0011$ сек	$\tau = 0,00008 - 0,00016$ сек
» <i>biceps brachii</i> . . .	$\tau = 0,0011$ »	$\tau = 0,00008 - 0,00016$ »

В первом приближении можно сказать, что, чем скорее субстрат способен упасть в состояние возбуждения, тем скорее он и освобождается от состояния возбуждения.

Можно характеризовать лабильность, как степень инерции понимая ее физиологически, в смысле большей или меньшей протяженности активного состояния во времени. Высокая инерция — это малая способность освобождаться от начавшегося возбуждения.

В некоторых тканях наблюдается, что рост лабильности в эволюции связан с упрощением химизма самого состояния возбуждения. Это упрощение выражается в том, что уменьшается количество химических реакций, участвующих в акте возбуждения, или даже они заменяются физическими процессами, «вырождаются» в физический процесс.

Когда процесс возбуждения в ткани представляет собою сложный ряд химических реакций, увязанных между собою, лабильность ткани не может быть высокой. С увеличением лабильности тканей наблюдается сокращение ряда химических реакций, или даже большее или меньшее замещение их физическими процессами. Вместе с тем уменьшается зависимость эффектов от колебаний температуры, ибо снижается температурный коэффициент реакций.

Физиологическое значение лабильности. Чем чаще во времени ткань способна возвращаться в исходное положение, тем она принимает после возбуждения такое состояние, как будто ничего с нею не происходило, тем чаще она будет способна встречать вновь приходящие раздражения с постоянной способностью к реакции и тем более частые изменения в окружающей среде она будет способна рецептировать. Если ткань работает «медленно» и медленно падает в состояние возбуждения и медленно же освобождается от состояния возбуждения, она может быть на высоте текущих событий лишь в том случае, если эти события в свою очередь изменяются медленно. Гладкая мускулатура желудка и кишечника мал лабильна и реагирует медленно соответственно относительно медленным темпом процессов переваривания и транспорта пищевых масс.

В недавнем прошлом мы встречались в учебниках с обобщением, что гладкие мышцы, реагирующие медленно иннервируются всегда с симпатических нервов, тогда как полосатые мышцы иннервируются непременно с центральной нервной системы.

В эволюционной физиологии ясно видна возможность замены гладкой мышцы на поперечно-полосатую и обратно. Пример: цилиарная мышца глаза, регулирующая изменение формы хрусталика, у людей — гладкая, у млекопитающих вообще тоже гладкая, а у хищных птиц — поперечно-полосатая. Ястреб с высоты бросается на мышь и с громадной быстротой осуществляет аккомодацию глаза, чтобы не потерять цель из поля зрения. Требуется очень быстрое реагирование глаза и аккомодационная мышца перестраивается в поперечно-полосатую. Наоборот, известно, что выжидающаяся скелетная мышца проходит через гладкое состояние. Стало быть, независимо от анатомической увязки с той или другой системой иннервации, мышца может перестраиваться то на более то на менее лабильный тип в связи с физиологической задачей — реагировать на более медленно или более быстро протекающие изменения среды.

Рядичная лабильность нервной клетки и ее частей. Гистологическая единица нервной ткани — нейрон протоплазматическое тело клетки с ее дендритами и аксоном.

В нейроне мы имеем почтительное сочетание с одной стороны — протоплазматическая масса клетки со сложными химическими процессами ее метаболизма и с тонкой химической организацией, обеспечивающей

регулярное протекание этих сложных и разнообразных процессов, с другой стороны — невроаксон, который настолько упрощен в своей работе, что процессы в нем стали почти физическими.

Одна и та же гистологическая единица слитается здесь из весьма различных физиологических приборов. Один из которых опирается на очень сложный, громадный обмен веществ, а других — обмен веществ чрезвычайно упрощен и сведен к минимуму. В невроаксоне, этом органе нервной клетки состояние возбуждения упрощено до такой степени, что стало почти физическим процессом. Вспомним  $Q_{10}$  — коэффициент влияния химических процессов при нагревании на  $10^\circ \text{C}$ . Для протоплазматического тела нервной клетки он равен 3 и 4, для аксона от 1,3 — 1,5, для тела нейрона он типично-химический, для аксона он если не чисто физический, то физико-химический с преобладанием физического.

Этот пример показывает, что упрощение состава возбуждения ведет к повышенной лабильности. Аксон упрощает в себе процессы до последовательных электрических разрядов, и этим достигается наибольшая лабильность. Нужно помнить, что нервная нерв в отдельности мы имеем дело не с клеткой, а лишь со сложнейшим ее аппаратом. Отрезая нерв, мы часто забываем, что получаем препарат, уже оторванный от клетки, лишь фрагмент клеточной жизни, фрагмент функционально крайне специализированный и обедненный в своих рабочих возможностях.

Итак, уже отдельный нейрон — система приборов разной лабильности. Выделив невроаксон, клетка приурочила к нему большую лабильность, упростила в нем содержание процесса возбуждения до крайности, сама же осталась относительно медлительней в своих реакциях, т. е. в процессах накопления и разрешения состояния возбуждения. Каков физиологический смысл такой асинхронности?

Если бы все ткани организма были синхронны в своих возбуждениях, то, вероятно, все внешние влияния и воздействия на организм приходили бы через организм почти совершенно незамеченными с его стороны, так как нигде в нем не встречали бы сопротивления. Не было бы возможности сопоставления, сравнения и обобщения, ибо внутри организма не было бы и относительного масштаба времени.

Для того, чтобы отметить во времени быстро идущие процессы, на их пути нужен элемент, по которому можно было бы сравнить, сопоставить, обобщить на некотором масштабе последовательно идущие интервалы возбуждения. Физиологически очень важно, что нервная клетка имеет возможность вместить в один и тот же интервал своего возбуждения целые ряды приходящих к ней сигнальных импульсов.

Например чувствующие элементы сетчатки и зрительный нерв передают импульсы относительно с большой быстротой и частотой во времени, но биологический смысл этой лабильной сигнализации будет огустилен постольку, поскольку в средних частях мозга и выше их будет возможно сопоставление приходящих кратких сигналов с относительно продолжительными интервалами возбуждения в ганглиозных клетках проводящих путей. Впрочем несомненно, что более медленно реагирующие аппараты могут как то воспроизводить в себе более высокие ритмы, приходящие с более лабильных проводников. Более медлительные системы могут уславливать приходящие более высокие ритмы. Дело идет о синхронизации на ходу реакции приборов, которые по своей исходной природе асинхронны и станут опять асинхронны по микрочасовой реакции.

Возвратимся к отдельному возбуждению в невроаксоне. Это сигнал, который обрисовался, как кратковременный «ток действия», «спайк» — зазубрина на графике. Вслед за ним идет длинный «хвост этой кометы»,

низковольтные потенциалы, сопровождающие физико-химические процессы, направленные на восстановление долговременных архитектур нерв. Этот «хвост» и делает в нерве  $Q_{12}$  — несколько выше фазического. Физико-химические процессы, следующие за током действия, могут быть отставлены во времени. Им соответствует «задержанное теплообразование». Какой же из этих моментов отдельной волны возбуждения в нерве играет роль собственно нервного сигнализатора? Нормальная физиологическая сигнализация в нервах представляет собою ряды многочисленных последовательных кратких электрических толчков продолжительностью в 1-2  $\sigma$ . Они и отвечают «спайкам» нашего графика (рис. 6, т. е. деполяризационным процессам на структурах нерва. Что касается «хвоста» с его длительными течением, то при тетанизе на него успеют лечь долгие ряды последовательных спайков. В 1934 г. Ухтомский и впервые высказал мысль, что метаболические процессы, протекающие во время этих «хвостов», сопровождают выработку таких метаболитов, которые способны поднимать лабильность проводника для последующих спайков, т. е. улучшать условия поляризации и деполяризации в структуре нерва, ускорять протекание последующих спайков и тем самым содействовать усвоению более высоких ритмов в возбуждения. Отсюда получается объяснение, как нервный путь может становиться более лабильным проводником на ходу реакции, т. е. как он, оказавшись асинхронным по отношению к задаваемому более высокому ритму импульсов, затем, по ходу работы, может втянуться в задаваемый более высокий ритм и стать синхронным с ним. Химический фактор, влияющий на спайки, связан с выработкой гуморальных факторов, поднимающих лабильность субстрата и подготавливающих более выгодные условия для проведения последующих спайков. В нашей лаборатории очень ценные результаты в этом направлении получены Е. К. Жуковым в скромных экспериментальных условиях, едва сравнимых с теми, в которых работает Гассер в Америке. Тем важнее для нас подтверждение этих зависимостей в «Гарнеевской лекции» Гассера 1937 г. «Если спайки являются гонимыми нервной системы, — говорит он — то стационарные потенциалы, которые за ними идут, могут служить показателями скорости, с которой посылки будут получены».

#### ЛЕКЦИЯ XI

#### РАБОЧИЙ РИТМ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБИЛЬНОСТЬ

В прошлых лекциях мы определили параметр хронаксии, как важное средство для текущей оценки лабильности в тканях.

Мы знаем, в организме ткани разной возбудимости, разных интервалов возбуждения, разной лабильности, и эти различия наблюдаются даже в одной и той же клетке — в разных органоидах ее.

Это создает известные затруднения в совместной работе тканей, но оно необходимо для того, чтобы быстрые сигналы могли сопоставляться, связываться между собою в субстратах с более длительными интервалами.

Спрашивается, почему в работе тканей или органа возбуждение развивается не сплошным непрерывным потоком, но представляет собою волновой ритмический процесс?

Еще Ньютон и Декарт пробовали представлять себе нервный процесс, как непрерывный поток. Открытая Дюбуа Реймоном принципиальная ритмичность возбуждения казалась загадочной и требующей объяснения.

Что такое неколебательный стационарный процесс? (Например, поток воды.) Он по существу состоит всегда из двух более или менее уравниваемых процессов — притока и оттока. Если приток не вполне уравни-

вещей с оттоком — здесь уже начало для периодичности и ритмизации (вспомним из первых лекций пример с миганием пламени в плохо направленной и потухающей керосиновой лампе). При несовершенной уравниваемости притока и оттока при инерции и запаздывании одного из участников стационарный процесс неизбежно переходит в колебательный. К такому возникновению ритмического процесса еще больше возможностей в том случае, если система состоит из сложной цепи реакций, обладающих различной инерцией. Нужно очень небольшое нарушение равновесия для того, чтобы сплошной неколебательный процесс перешел в колебательный и ритмический.

В чем может быть практическая выгода ритмического процесса по сравнению со стационарным? Сердце как насос, способно гораздо больше и легче для себя перенапрягать жидкости работая небольшими ритмическими толчками, чем если бы оно стало действовать сплошным напряжением. В этом мы убедились в главе о кровообращении. Железа в порядке ритмической деятельности успевает дать гораздо больше секрета на предложенного ей сырья, чем это удалось бы при однократном сплошном наибольшем напряжении ее обмена веществ. Подобно тому, — мы видели, — умеренный дыхательный ритм при небольших амплитудах приводит к большим результатам газообмена, чем наибольшая экспирация жизненной емкости легких на безвзвешном животном. Для каждого отдельного органа можно говорить об особом, ему свойственном рабочем ритме (Arbeitsrhythmus). Можно проследить под микроскопом ход гистологических изменений в тканях по мере развития рабочего ритма в соответствующем органе. Методы прижизненного окрашивания и более деликатные способы определения клеточного состояния дают возможность наглядно убедиться в периодических изменениях в клетках по ходу развития рабочего ритма. Ритмизация активности в работе и в обмене веществ является физиологическим фактом самого общего значения. Разница в продолжительности периода для различных приборов и тканей, в различных состояниях и в зависимости от различного содержания процессов в периоде.

Как увязывается рабочий ритм с электрическими явлениями в тканях? По мере того, как возрастают размеры тела (и в филогенезе и в онтогенезе), ритм вегетативных процессов замедляется. Это мы видели в работе сердца, убедились и на дыхании и в обмене веществ (потребление и ассимиляция при старении замедляются). Это общеполо в законе Макса Рубнера «Чем более увеличиваются линейные размеры организма, тем медленнее протекают растительные процессы в нем».

Совершенно обратное мы наблюдаем в нервных процессах — в них по мере возрастания животного, скорость нервных процессов возрастает, дабы обеспечить нервные связи в большем организме с достаточной прочностью. Вспомним, чем толще нервный ствол тем быстрее должно быть проведение по нему. В этом мы убедились и на схеме Лидти. Большие активные поверхности обеспечивают большие потенциалы. Мы видим, что рабочий ритм растительных процессов (Arbeitsrhythmus) и ритмы нервных реакций, т. е. ритмы возбуждения (Erregungsrhythmus) будут тем больше сталкиваться (в смысле дивергенции, расхождения их во времени), чем организм зрелее или чем животное крупнее. Значит, с увеличением размеров и с возрастом животного нервный аппарат его будет все чаще играть роль системы, давящей своей ритм, ускоряющей надиктованную темпovou жизнедеятельности органов в порядке их стимулирования.

Теперь нам ясно, что у высших животных ритм возбуждения в органах связан главным образом с электрической передачей нервных сигналов,

и рабочий ритм органов с химической деятельностью в тканях. Это ставит еще и еще раз вопрос о соотношениях между химическими влияниями и электрическими влияниями через посредство нервных сообщений.

В нерве химическая деятельность, процесс распада вещества — освобождения энергии (экзотеризм) падает по преимуществу на ототавленную часть возбуждения (96% тепла).

Главную рабочую функцию в нерве, как сигнализаторе, несет самая первая электрическая волна — спайк соответствующий ему тепловой эффект относительно ничтожен и достаточно объясним соответствующими ему во времени явлениями деполаризации и сдвигов волн, т. е. физическими процессами по преимуществу. Во времени спайк длится всего 1–1,5 мс. Следующая за ним фаза следовой электроотрицательности длится уже до 3–10 мс, а дальнейшая фаза электроположительности длится до 12–36 мс. За ней следует продолжительная фаза вторичной электроотрицательности (см. рис. 6). Полное восстановление «покойного» состояния, согласно Гатсерту, получается через 61–80 мс.

Совершенно внимания на собственно ацентрическом процессе нервного возбуждения. Он вызывает особый интерес, как фактор нервной сигнализации по преимуществу.

Вспомним, что такое электротон?

Возбуждающее действие имеет замыкательный каталектотон, так как возбуждение возникает в том месте, где силовые линии выходят из субстрата (принцип Пельтье). Возможно, что возбуждение является на месте размыкательного аналектротона, при условии, если ток был достаточно силен и долго действовал.

Отчего это? И нарушает ли это предыдущий принцип? Во время прохождения одностороннего действующего тока ток передвигал ионы или даже целые молекулы путем итифореза, т. е. путем переноса вещества в направлении тока без их разложения. Тем самым он нарушил равновесие в рапределении вещества и в момент размыкания то, что было сдвинут, будет возвращаться на свои места, т. е. произведенный током потенциал будет разряжаться в обратную сторону. И опять дело идет по правилу Пельтье! Электрический ток рождает возбуждение в том месте, где соответствующие ему силовые линии будут покидать субстрат. Возбуждающее место электроотрицательно по отношению к невозбуждаемому.

Ознакомимся с многолетними трудами школы Крамера (Берлин), которые установили как ориентированы силовые линии при протекании отдельной волны возбуждения (рис. 15 А). Место, где рождается возбуждение отрицательно. В этом месте силовые линии выходят из субстрата. За этой головкой волны с каталектотонном сразу начинается хвост аналектротона — область положительных зарядов, где входят силовые линии в субстрат, угнетая данное место субстрата аналектротонически. Эта полоса физиологически как бы замедляет дорогу пробегающей волны за местом, где родилось возбуждение, лежит угнетение, депрессия, тормозное влияние (относительная рефрактерная фаза). Далее, часть пучка силовых линий, входящих в субстрат, принадлежит другому кольцу расположенному за первым кольцом силовых линий. Это второе кольцо имеет меньшую густоту силовых линий и в месте их выхода из субстрата имеется лишь повышенная возбудимость, но нет еще возбуждения.

Густое выходжение многих силовых линий соответствует спайку, головной волне, составляющей сигнал и импульс нервного возбуждения. За ним в том месте, где линии входят в нерв, расположен положительный потенциал аналектротонического угнетения, следующий за спайком.

Месту выхода второго пучка силовых линий соответствует следовой отрицательный потенциал, совпадающий с экзальтационной фазой. Небольшое количество относительно редких исходящих силовых линий в этом месте говорит за то, что здесь нового возбуждения, или спайка не получится, а будет лишь повышенная возбудимость, или, как назвал эту фазу В е д е н с к и й, фаза экзальтационная в противоположность предыдущей фазе угнетения, или фазе рефрактерной.

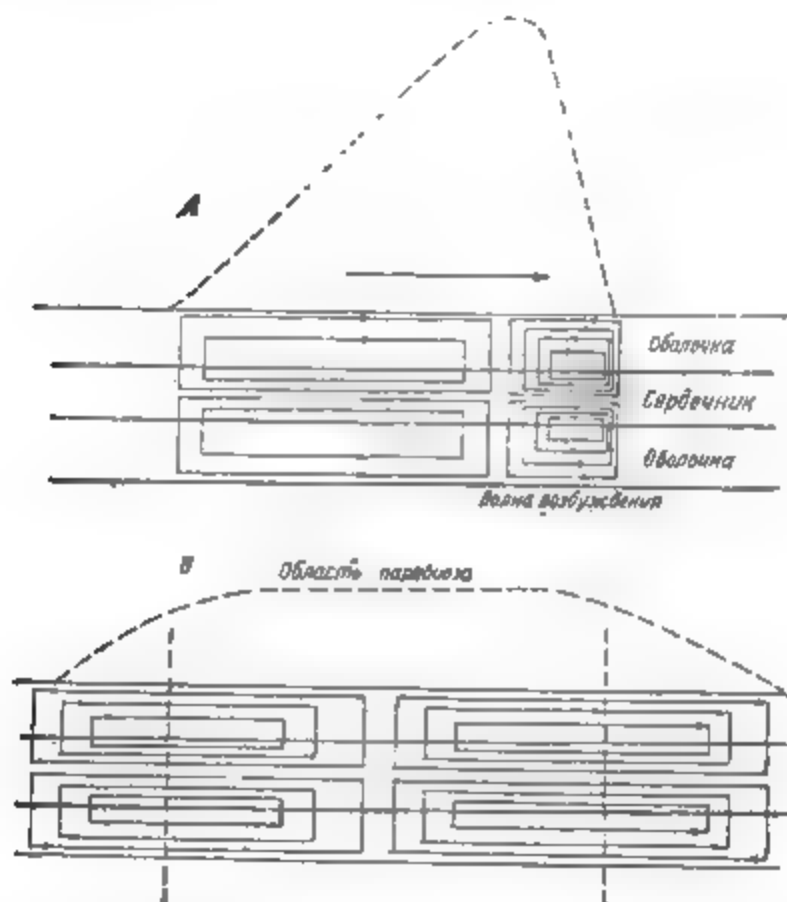


Рис. 15. Распределение силовых линий тока действия в отдельной волне возбуждения (по Кремеру) (А). Распределение силовых линий параболы тока (В).

Если последующее раздражение попадет на рефрактерную фазу,<sup>8</sup> оно пройдет бесследно; если оно попадает на экзальтационную фазу, то эффект будет выше нормы.

Каждый отдельный момент возбуждения содержит в себе, таким образом, и каталектотонические и анэлектротонические области. За только что описанными фазами каталектотона и анэлектротона в отдельной волне возбуждения, по К р а м е р у, следует тот «хвост кометы», в который входят собственно метаболические, химические процессы, сопровождающие отдельное возбуждение; и сюда же входят сравнительно более



затяжные во времени шлоковольтные потенциалы следовой позитивности (12-30 мВ) и далее — вторичной следовой негативности (30-60 мВ). Эти фазы, изученные Гассером, сопровождаются так же соответствующими подъемами и падениями возбудимости как это мы видели.

**Понятие о парабмозе.** Интересно теперь сопоставлять эти данные с установками школы Н. Е. Введенского. Участок парабмоза — это измененный или альтерированный участок ткани; он является парабмозическим до тех пор, пока это изменение еще обратимо. Какое право имел Н. Е. Введенский сказать, что участок альтерированный есть участок возбуждения? Ведь возбуждение — волна, а здесь как будто бы налицо неподвижное место — изменение (холодом, высокой температурой, ярким светом, кислотой, механическим щипком и пр.), где имеется какое-то странное стационарное возбуждение, стоящее на месте.

Наблюдение на нагреваемым альтерированным участком показывает, что в нерве сначала усиливается дыхание нерва в области альтерации, становится щелочным (индикатор метилрот жетает), затем середина поврежденного участка постепенно краснеет, значит здесь вещество нерва стало кислым. Вместе с тем разлагается парабмозическое состояние, сопровождающееся чередованием кислого участка посредине и щелочных участков на флангах парабмозической области (О. И. Романенко, Е. К. Жук). Типичный парабмозический ток устанавливающийся по мере развития парабмоза, направляет от флангов парабмозической области с выходом силовых линий на них и с их выходением их в самую парабмозическую область (см. рис. 15 В). Сопоставляя эту ориентировку силовых линий при развитии парабмоза с Крамерской схемой силовых линий в волне возбуждения мы видим, что разница будет в том, что в движущейся волне расположение линий асимметрично, а в области парабмоза оно более или менее симметрично. Затем, асимметричная комбинация склонна передвигаться, тогда как симметричная держится на месте. И затем еще асимметричная комбинация с ее быстрым переходом все на новые и новые места связана с относительно экономной тратой потенциалов нерва, тогда как стоящая на месте симметричная комбинация углубляет расхождение потенциалов нерва на одном и том же месте. Если эту углубляющуюся трату потенциалов на месте не прервать, парабмозическое состояние перейдет в смерть. Итак, мы находим немало сходных черт в движущейся волне возбуждения и в состоянии парабмоза, которое может рассматриваться как своего рода стоячая волна возбуждения. В связи с ее местным углублением она и граничит непосредственно со смертью, отличается от нее лишь обратимостью. Но она граничит и с нормальным возбуждением, отличается лишь степенью подвижности и большей или меньшей степенью симметрии электрических напряжений. Сравнивается, не связывая их различная степень подвижности с различной степенью симметрии напряжений причинною связью (В. С. Руслана, М. П. Березина, Е. А. Гусева).

Чем менее подвижна ткань, тем медленнее она освобождается от состояния возбуждения, тем с большей инерцией возбуждение продолжается на месте, тем реже субстрат способен повторить свое возбуждение во времени в ответ на повторные стимулы из среды. И, согласно предположению Введенского, тем более приближается возбуждение к фалогенетически древнейшим типам местного возбуждения.

## ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ЛЕКЦИЯ XII

## РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА

В нашем курсе мы заняли нервом относительно столько места, сколько им занимались — относительно много и детально, — в истории нашей науки.

Обнаружив, что на нерве можно получить точные, почти физические закономерности, ученые надолго задержались на нем. Здесь мы имеем пример того, как часто в научной работе средство становится целью, предполагая перейти от изучения нерва к рефлекторной дуге, ученые надолго останавливались на нерве, как таковом, и изучение нерва ставилось для них специальною самоцелью.

Отправляясь от законов нервного возбуждения в проводнике рассмотрим, что вносится в это возбуждение нервными центрами и органами чувств.

Как представлять сообщение между отдельными клетками?

Еще в прошлом веке противостояли друг другу теория контакта (Рамон-и-Кахаль) и теория континуума (Бетте), т. е. непрерывности нервных элементов (проводящее вещество непосредственно переходит из одного нейрона в другой).

Рамон-и-Кахаль обнаружил, что нейроаксон имеет в своем концевом разветвлении прилегающем к телу соседнего нейрона, специальные утолщения, подходя к поверхности и к дендритам другой клетки, веточки аксона уже заранее, еще до контакта, несут на себе варикозные утолщения и сканчиваются такими же утолщениями, головками (бутонами), в местах соприкосновения с новым нейроном.

Но вопрос о контакте до сих пор не решен, поскольку не выяснено, происходит ли по временам отхождение головок от соседнего нейрона. И даже при наличии этих головок возможно представить непрерывную протоплазматическую связь между разными нейронами, подобную той, которую мы знаем для клеток эпителия, несмотря на их структурную самостоятельность.

В этом вопросе о механизме соприкосновения нейронов особенно остро встал вопрос о способах передачи возбуждения.

После опытов Лави в науке возникла дилемма (для электрической волна или химическая передача (т. е. возбуждение через химические медиаторы) имеет здесь место? Можно думать, что это противопоставление «или — или» не нужно и не обязательно. Таким путем мы уходим в формальные абстракции. Природа и научный опыт учат, что чаще всего недавнее «или — или» превращается в «и — и» опыт учит, что факторы так или иначе связаны друг с другом, если во всех наблюдениях следуют один близ другого. Тем самым они уже и не исключают друг друга! Вспомним, что «спай» — деполаризационный процесс в нерве, который обеспечивается структурой нерва, это — физический процесс

высокой скорости и точности осуществления, тем самым обеспечивающий точную сигнализацию. Медиаторы — химические продукты — могут получаться лишь там, где есть обмен веществ при благоприятных температурных условиях. Медиаторы могут быть связаны только с «хвостом» нервного импульса, как метаболиты, подготавливающие дорогу для следующих спайков. Так, в ряду последующих импульсов может получаться постепенное улучшение функционального состояния субстрата, новый спайк находит субстрат несколько измененным в сторону большей скорости поляризации; поэтому отдельный спайк в последовательном ряду занимает собою все меньшее время (от 2-го это время одного спайка может сокращаться до 0,5 с).

Химические метаболиты, успешно выработавшись по поводу первых спайков в ряде, создают в проводящем пути более высокую лабильность. Отсюда естественный вывод: электрическое своим чередом, химическое своим чередом, каждое имеет свои особые черты и физиологическое значение.

На эту точку зрения А. А. Угрюмовский встал в 1934 г., и, сожалению, не имея достаточно деликатного оборудования для более простой демонстрации этих зависимостей.

Впрочем, достаточно показательный следующий опыт представьте себе, что мышца получает нервные импульсы переменной частоты, находясь в условиях трансфузии через свои кровеносные сосуды то рингеровского раствора солей, то рингеровского раствора с добавлением тех или иных прдуктов обмена веществ на такой же. Мы можем обычными способами определить optimum частоты раздражения нерва, при котором в мышце получается наиболее выразительный тетанус, достигающий наибольшей высоты и воспроизводимый полностью ритм возбуждения соответственно ритму импульсов с нерва. Пусть это будет ритм в 180 импульсов в секунду, тогда как ритм в 200 и в 220 в секунду будет вызывать уже перебои и заглущения при прохождении в мышце, так как промежуточное звено на пути от нерва к мышце (или-нейральная передача) оказывается неспособной воспроизвести в себе и передать в мышце такой ряд импульсов, как 200 и 220, а тем более 250 в секунду. Убедившись, что ряд в 180 в секунду отвечает устойчивому optimum нашего препарата, мы начинаем пропускать через кровеносные сосуды его раствор с добавлением ацетил-холина, этого пресловутого «медиатора» нервного проведения. Очень скоро optimum частоты раздражения начинает смещаться со 180 к 200 и к 220 в секунду и выше с тем, чтобы потом вернуться на уровень 180, когда через сосуды пойдет опять чистый рингеровский раствор. Значит, при прибавлении ацетил-холина optimum быстроты спайков перескакивал в район больших частот.

В прошлом году работы Брокха, Тоуера, Солянда и Лерреби устанавливали следующее. Если раздражать периферический нерв ганглием, и следить за возникающим эффектом в путях по другую сторону ганглия, можно видеть, что подороговые импульсы, т. е. импульсы слишком слабые для того, чтобы ганглий стал на них реагировать и передавать их дальнейшим путем, становятся действительными и начинают выразительно стимулировать в ганглий и дальнейшие пути, как только ганглий получит небольшую дозу ацетил-холина. Вспомним, что в первое время выработки метаболитов и начало их воздействия на действующий путь приходится на «хвост», следующий за «спайком», т. е. на время развития следовых слабых потенциалов — после токов действия. И нам теперь будет понятно характеристики Гассера в 1938 г. если «спайки» являются космическими, отправляемыми в нервные пути, то следовые последствия говорят нам о том, о какой

скоростью посылки будут доставлены. Ацетил-холин в синапсах является фактором, повышающим и возбудимость и лабильность в проводящих приборах.

Приведем дословно формулу Гассера: «Если спайки могут быть названы гонцами, несущими сигналы, то следовые потенциалы являются определителями тех скоростей, с которыми сигналы будут доставлены».

Медиаторы, вырабатываемые в нерве, во время возбуждения создают в структуре нерва более выгодную поляризационную установку. Эта выгода заключается в следующем:

1) снижается порог возбудимости (возбудимость повышается); импульсы, до сих пор недействительные, подпороговые, становятся действительными, когда кровь подведет ацетил-холин;

2) если в синапсе ритм возбуждения вялый, и прежние ритмы импульсов поэтому не могли здесь быть воспроизведены, то подведенный ацетил-холин увеличивает лабильность, ритм возбуждений на месте повышается, импульсы становятся действительными, воспроизводимыми.

Такая медиаторная подготовка в путях проведения возбуждения в сторону повышения и возбудимости, в сторону повышения и лабильности.

### Спинальные рефлексы

Каково наименьшее число нейронов, из которых возможно образование рефлекторной цепи?

Рефлексы — это реакция нервных центров в ответ на раздражение чувствующего нерва. Поэтому минимум потребных звеньев для осуществления рефлекса по прежним взглядам — два нейрона, один чувствительный, другой двигательный.

Но таких самостоятельных дуг в организме почти нет: в силу постоянного взаимного контроля между рефлекторными приборами центральной нервной системы необходимо допустить, по крайней мере, один вставочный нейрон, через который и осуществляется эта связь с другими рефлекторными дугами. Таким образом, минимальная рефлекторная цепь должна состоять, повидимому, из трех нейронов:

- 1) афферентный — приводящий, чувствующий,
- 2) вставочный,
- 3) эфферентный — выводящий, исполнительный.

В последние время гистологи считают, что у человека есть и двухзвенные рефлекторные цепи, но их не более двух процентов на общего состава дуг.

Маршал-Холл первым подчеркнул, что нервы выступают в спинной мозг и выходят из него строго по сегментам, соответствуя метамерии самого спинного мозга и позвонков. Надо догадываться, что каждому «полюсу» нашего тела соответствует определенный участок спинного мозга.

Эти положения разработаны Шредер-Вандер-Кольком и Тюрком. Органам представляет собою отраженную и нервной системе параллель между дерматомерами и миотомерами. Сегменту мозга с его корешками т. е. каждому отдельному уровню спинного мозга, соответствуют определенные участки кожи и мускулатуры данного анатомического уровня; значит, каждый отдельный уровень в цепи миеотомов и дерматомов имеет свой рефлекторный сегмент спинного мозга. В этом заключается понятие «ниво-рефлекса» (Niveau-reflex), т. е. рефлекса одного определенного анатомического уровня.

В общем спинной мозг представляется, как сумма элементарных рефлекторных дуг, и возникает задача отыскать эти элементарные рефлексы, разложить на них совокупную нервную деятель-

ность. Какое количество спинного мозга является минимальным для осуществления живо-рефлекса? Ван-Рейнберг (Голландия), по-слойно обрезаая прилегающие к поясу передних конечностей части мозговой оси краниально (вперед) и каудально (назад) от этого пояса, нашел, что обнимательный рефлекс лягушки может поддерживаться цилиндриком спинного мозга в два миллиметра высоты. Очевидно, что в такой «минимум» мозгового вещества, еще способного поддерживать рефлекс, входят уже довольно много нейронов. И притом, поддерживать рефлекс, однажды уже вызванный, — не значит обладать способностью иницировать рефлекторный акт с самого начала. Теперь мы знаем, что натуральный обнимательный рефлекс веселой лягушки предполагает непременно предварительную подготовку нервных центров гормонами, вырабатываемыми в области промежуточного мозга.

(То, что обнимательный рефлекс лягушки является действительно рефлексом, доказал еще Спалланцани: разрушение головного мозга лягушки не уничтожало обнимательный рефлекс. Операция Ван-Рейнберга, конечно, не является убедительным доказательством, что это — живо-рефлекс.) Рассмотрим несколько типических примеров спинномозговых рефлексов.

**А. Коленный рефлекс** Впервые живо-рефлекс был неопытно найден и описан на самом сложном объекте — на человеке. Установлено, что мышца, будучи подвергнута быстрому растягиванию, развивает в себе быстрое рефлекторное сокращение. Такой «коленный рефлекс». Четырехглавая мышца бедра слегка растягивается ударом по ее сухожилию ниже колена и ответом на это растяжение идет приказ центра из ближайшего сегмента спинного мозга к той же самой мышце, вызывая в ней ответное сокращение, которое компенсирует собою предыдущее растягивание.

(При нормальной возбудимости нервной системы сокращение очень невелико; поэтому по большому подбрасыванию ноги во время коленного рефлекса судят о болезненной возбудимости центров. Легко доказать, что это рефлекторное сокращение мышцы есть ответ на раздражение мышц же: анестезия кожи на месте удара не прекращает рефлекса.)

Легко догадаться о физиологических последствиях подобных рефлексов в мышцах в ответ на деформации в этих последних. Всякое растяжение мышцы вызывает ответное стягивание ее. Это в точном смысле слова компенсационный рефлекс, играющий первостепенную важность для обеспечения устойчивости позы тела. Текущие условия нарушают позу — рефлекс восстанавливает ее.

Павль Гофман, подробно изучивший коленный и другие подобные рефлексы, объединил их в понятие Eigenreflex. Такие «эigen-рефлексы» являются наиболее ярким примером живо-рефлекса и наблюдаются не только на четырехглавой мышце бедра, но и на многих других мышцах. В нормальном организме «мышечные веретеньки» и другие нервные окончания в самих мышцах, их апоценозах и сухожилиях оповещают центральную нервную систему о малейших растяжениях или сжатиях мышц, оповещают наиболее быстро, так как подобная проприоцептивная сигнализация обеспечивается самыми толстыми нервными волокнами. Из центральной нервной системы, в ответ на оповещение, этой же мышце идет приказ для восстановления исходной формы. Таким образом, удержание исходной формы, или позы тела в совокупности, осуществляется через проприоцептивную чувствительность и через соответствующие проприоцептивные рефлексы, деликатные, высоко организованные, обслуживаемые наиболее лабильными, наиболее неутомимыми, наиболее быстрыми по-

сигнализации рефлекторными дугами, которые, в то же время, являются и кратчайшими аппаратами для «инво-рефлексов» действующей мускулатуры.

### ЛЕКЦИЯ XIII

#### СПИННОМОЗГОВЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Наше изложение центральной нервной системы мы начали с анатомического принципа, разобрав метамерное строение мозга. Это нас привело к анатомофизиологическому понятию иннервационного уровня по мысли Ван-дер-Кольна, Тюрка и др. Сегмент, кроме анатомической единицы строения, означает также физиологическую единицу. Отсюда возникла задача найти элементарные физиологические единицы нервной деятельности — простейшие рефлексы уровня, чтобы потом, суммируя все найденные рефлекторные дуги, получить общую картину нервной деятельности.

Правда ли, однако, что нервная работа может быть сведена к сумме рефлексов? Замечательно, что инво-рефлекс, когда он был наконец найден, оказался далеко не элементом, не исходной единицей, а одним из высших продуктов нервного развития, он — продукт филогенетически поздней и высокой дифференцировки, это — аппарат высокого совершенства, высокой отчетливости, выток и скорости и лабильности сигнализации. Эта быстрота действия, бесперебойность ритма, отсутствие адаптации, машинальность, плавность работы даже вводили ученых на подозрение, что это — не рефлекс, а реакция периферического нервно-мышечного аппарата, т. е. возбуждения не успевают дойти до центра, и мышца сокращается без влияния центра.

Прежде чем разбирать этот вопрос, ознакомимся с некоторыми терминами.

Адекватным называется биологически соответственный раздражитель, в отличие от искусственных лабораторных раздражителей; адекватным для данной клетки является тот раздражитель, к которому она исторически приспособилась в своей биологической деятельности. Еще Маршал-Холл (1830-ые годы) указывал на грубость и неестественность лабораторных раздражений нервов тоном, он ставил задачу: к каждому рецептору подобрать адекватный раздражитель. Вспомним, какое интересное открытие сделали Геринг и Брауер, последовав в свое время требованию Маршал-Холла. Научая иннервацию дыхания, вместо электрического раздражения блуждающего нерва тоном, они подыскивали в дыхательной периодике адекватные раздражители для нервов, растягивая легочный мешок шире известной границы, этим самым они добивались воздействия на дыхательный центр импульсами, возникающими в блуждающем нерве. Под действием этих импульсов с растянутого легочного мешка дыхательный центр посылал приказ «Довольно растягивать, начать сжатие мешка». Инспирация рефлекторно вызывала экспирацию, т. е. сама себя ограничивала и вызывала свою противоположность. Раздражение электрическими токами выпрепарованного блуждающего нерва было далеко от адекватного способа стимуляции, приводило к крайне сложным картинкам и противоречиям, которые стали понятны лишь после того, как найденные результаты адекватного раздражения и адекватных рефлекторных эффектов мысленно применили к дыхательной регуляции.

Вернемся к вопросу: является ли коленный рефлекс действительно рефлексом? Решая этот вопрос, исследователи расчленили процесс на несколько фаз и измеряли продолжительность каждой фазы:

- а) общее время рефлексии;

б) центральное время, т. е. то время, которое потребно на центральный процесс, на прохождение через мозг, это время Вундт назвал «приведенным временем»;

в) периферическое время, т. е. общее время за вычетом времени центрального проведения.

Измерение этих фаз для коленного рефлекса дало следующие результаты:

а) общее время рефлекса =  $7,0 \cdot 8,5$  с,

б) время центрального проведения, или, как его называют англичане, время центральной задержки оказалось = 2 с.

Чтобы измерить его, определяют отдельно скорость прохождения по чувствующему нерву ( $= 4,4$  с), по двигательному нерву ( $= 2,1$  с), что в сумме дает 6,5 с, это есть периферическое время. Вычтя это время из общего времени рефлекса, получали 2 с для времени собственно центрального проведения. И эти 2 с при повторении рефлекса могут еще сокращаться до 1 и до 0,5 с.

Эта картина при повторных измерениях воспроизводится с удивительной точностью и допускает частоту проведения до 75 рефлексов в секунду и выше, без каких бы то ни было признаков адаптации и ослабления эффектов.

Характернейшая черта эйгенрефлекса в том, что он работает без адаптации. Адаптация наблюдается во многих органах и рецепторах, биологическая целесообразность ее в экстерорецепторах очевидна: выйдя из свет в темной комнате, мы ослепляемся, но скоро эффект от сильного, ослепляющего раздражителя приводится к нулю — глаз получает возможность работать и различать и при ярком свете. Или пример адаптации в области обоняния: в величайшему счастью, оно для обоняния, чужь велика, и только поэтому, например, в выгребной яме мы получаем возможность работать часами. Но у эйгенрефлексов биологически целесообразным является именно отсутствие адаптации. Ведь эйгенрефлексы являются рефлекторно активным средством сопротивления деформации ради поддержания постоянной позы, т. е. они все время должны опираться на все время действительную рецепцию малейших деформаций в мышцах по поводу, например, колебаний центра тяжести тела. Тяжесть — самое неизменное и постоянное поле, от которого (наряду с электромагнитным полем) ни одно существо никогда на земле не освобождается. Эйгенрефлексы обеспечивают активное удержание положения в этом постоянно действующем поле. Адаптация привела бы здесь к упадку бдительности и отношению текущих колебаний центра тяжести и к неизбежному нарушению позы. Перейдем к следующему типическому рефлексу спинного мозга.

**В. Рефлекс экстензорного толчка.** Прикосновение к лодыжке или подошве младенца вызывает движение в сторону раздражителя — стремление схватить, усилить соприкосновение с предметом.

Это производится отчасти тоже при участии эйгенрефлекса (разгибатель ступни отвечает на растяжение при легком надавливании на подошву). Но на эйгенрефлекс здесь надлежит дополнительно экстерорецептивный рефлекс, вызванный кожной чувствительностью подошвы. Доказательство: если анестезировать кожу на подошве ступни, рефлекс почти не получается. Биологическое значение этого рефлекса — сближение с раздражителем, стремление сблизиться с ним, схватить, ощупать, трезвильно важно для уточнения и расширения ознакомления с миром. Если бы у животных преобладали болевые рецепции и, соответственно, защитные рефлексы, иными словами, если бы животные и мы за ними боролись от всего отстраняться и поскорей живи-

дировать раздражения среды, рецепция не могла бы расширяться и развиваться, она редуцировалась бы, как это и наблюдается у паразитических форм.

**Сгибательный рефлекс.** В отличие от предыдущего рефлекса экстензорного толчка он заключается в отдергивании конечности при болевом раздражении. Пример коснемся той же подошвы или ладони, но не пальцем, а иглой. Конечность отдернется движением сгибания ступни или кисти. Возбуждение при этом рефлексе склонно сильно иррадиировать, т. е. оно быстро распространяется на ближайшие нервные центры, это скажется в том, что в рефлекторный ответ легко вовлекается вся конечность, а именно сгибание распространяется на колено и вертлюг, или на локоть и плечо.

Познакомимся с рецептивным полем рефлексов Шеррингтона (Англия) назвал так ту анатомическую область в теле, раздражением которой вызывается данный рефлекс.

Для коленного рефлекса рецептивное поле заключается в мускулатуре, для рефлекса экстензорного толчка — оно лежит в небольшом участке подошвы или ладони, рецептивным полем сгибательного рефлекса

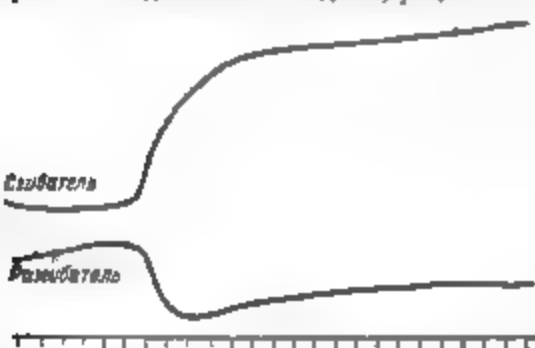


Рис 16. Запись одновременных рефлекторных эффектов в антагонистических мышцах, действующих на локтевой сустав макаки (по Шеррингтону).

является вся поверхность данной конечности со всеми афферентными нервами, в ней начинающимися.

Сгибательный рефлекс является примером защитного рефлекса. В этом мы убеждаемся при раздражении любой части его рецептивного поля. При легком безболезненном раздражении паховой складки сгибательного рефлекса не получим, вместо него получим разгибание, но более сильное раздражение и здесь дает сгибательный рефлекс.

Мы убеждаемся, что та же поверхность раздражения, — но при ином качестве раздражения, — вызывает уже иной порядок возбуждения мышц.

Следующая характерная черта сгибательного рефлекса заключается в том, что он выразительно связан с рефлексной (соотносительной) иннервацией в мускулатуре. Анатомические антагонисты при их центральной иннервации не борются между собой. Между сгибателями и разгибателями не происходит механического конфликта, и не механическим преобладанием того или иного анатомического антагониста решается дело в пользу текущей флексии или экстензии в руке и ноге. Нервная система управляет внутри себя так, чтобы не допустить борьбы на периферии, предохранить организм от этой бесполезной траты энергии на местах. Нервная система скорее допускает конфликт импульсов и борьбу внутри себя в междоузлиных отношениях.

Еще центрально мышцы связаны так, что в то время, когда один антагонист (например сгибатель) возбуждается и сокращается, другой антагонист (разгибатель) — затормаживается и расслабляется (рис. 16).

Рефлекторный тетанус флексора связан с одновременным расслаблением экстензора. Так осуществляется спинальная уязвимость в работе мышц.



антагонистов при сгибательном рефлексе независимо от какого-либо участия головного мозга.

**Д. Локомоторный рефлекс.** Через посредство сгибательного рефлекса мы можем проследить переход от местного рефлекса в сложный рефлекторный ряд локомоторных движений (рис. 17).

У собаки перерезается спинной мозг так, чтобы отделить поясничный отдел мозга и задние конечности от контроля головного мозга. Затем на одной из конечностей вызывается сгибательный рефлекс. Сгибание одной ноги вызывает разгибание симметричной ноги, но как только разгибание переходит известную границу — начинается противоположный процесс, сгибание. Теперь на первой ноге, которую мы раздражали, будет протекать разгибание. Это попеременное сгибание и разгибание будет продолжаться в течение долгого времени, десятками минут.

**Фрейсберг** (Германия), впервые получивший этот локомоторный рефлекс, назвал его *Reizbewegung* («механическое движение»); англичане назвали этот процесс *Marquisse-reflex*, т. е. «рефлекторный отметчик времени». Названия подчеркивают правильность рефлекторного ритма в этом эффекте.

Записав движение маятникового рефлекса на кинолентку и изучив его детально по анализу последней, убедились, что оно гомологично шаганию (**Филлксон**).

Таким образом, координированное локомоторное поведение конечностей обеспечивается еще с поясничных этажей спинного мозга. Гладкими переходами сгибательный рефлекс переходит к локомоторному шаганию или к бегу. (Раздражения хвоста могут регулировать ритм этого движения от редкого «шага» до быстрого «бега» и «галоп».)

Если отирепарировать те же антагонисты на другой ноге, то получим, что центральная узелка существует не только для антагонистов на одной ноге, но распространяется на мускулатуру обеих ног; тетанусу флексора одной ноги соответствует одновременное расслабление флектора же другой ноги.

Основное, что надо помнить при проработке этой лекции: все рефлексы, какие мы рассмотрели, происходят без участия головного мозга.



Рис. 17 Запись одновременных эффектов в антагонистических мышцах коленного сустава мопси при локомоторном движении без искусственного раздражения (сверху *m. vastus medialis*, снизу *m. vastus medialis*) (по Введенскому и Ухтомскому).

#### ЛЕКЦИЯ XIV

### КООРДИНАЦИЯ СПИННОМОЗГОВЫХ РЕФЛЕКСОВ

Для удобства запоминания мы сплели рефлексы в закономерный ряд, проследили переходы от коленного рефлекса — кинорефлекса — до сгибательного рефлекса. Видели, как интенсивный сгибательный рефлекс подготавливает акт, противоположный себе, и этим создает переход местного рефлекса в сложный локомоторный акт. Локомоторный рефлекс напоминает нам аналогичное положение из лекции о дыхании: там вдох подготавливает выдох в силу тех же отношений в ресипрочной (соотносительной) иннервации. На эту аналогию в иннервации антагонистов

стических мышц локомоторного прибора и дыхательного аппарата указал еще М е д л е р в 1882 г.

Важные отношения мы найдем и в следующем типе рефлекса: ч е с а т е л ь н о м р е ф л е к с е.

Ведом антикой по коже спящего человека; шлохне адекватное раздражение, соответствующее, например, поглащей шии Это нежное, но настойчивое раздражение с кожи может быть еще подпороговым Но от самого слабого ритмического раздражения суммация впечатлений уже начинается И когда в чувствующем окончании накопится достаточный для наступления импульсов возбуждения потенциал, к центру пойдет поперу ряд волновых импульсов и рефлекторно вызовет серию ритмических движений конечности — чесание Таким образом, чесательный рефлекс дает нам яркий пример суммации подпороговых эффектов Суммация эффектов от слабейших раздражителей может происходить в течение значительного времени

Так же накапливается, например, эффект от слабейших раздражителей вследствие шелушения опидермиса в кожном покрове, когда возникает местное ощущение «чесетель», без видимой причины Оно было загадочным до 1931 г., когда были установлены Э р и к с о н в кожных рецепторах длительные состояния возбуждения, накапливающегося постепенно, по поводу слабейших стимулов и затем разряжающегося в афферентные пути. Что касается чесательного рефлекса, Ш е р р и н г т о н покажут, что после сдувания верхнего слоя эпидермиса в рецептивном поле этого рефлекса на глубину 1 мм — рефлекс уже не вызывается.

Рецептивное поле чесательного рефлекса установил Ш е р р и н г т о н на собаке без головного мозга Оно оказалось очень обширным, охватывая собою шею, лопатки, спину и бока животного, опускался границами с шеи и лопатки на грудь и живот и поднимался затем на поясницу и корню хвоста. Нужно учесть, что эта область кожи еще больше, когда не удален головной мозг и сохраняется чувствительность головы и лица Часть этого поля (на лопатках) является «преимущественным местом» для вызова чесательного рефлекса, т. е. с этой области он воспроизводится особенно точно и безошибочно.

Каков путь иррадиации чесательного рефлекса? Для спигательного рефлекса иррадиация прежде всего распространилась на симметричную ногу для разгибания ее. Здесь же, в то время, как одна нога притягивается к туловищу для чесания, симметричная нога падает в длительное тоническое разгибание. Биологический смысл такой иррадиации, обеспечить опору тела на время чесания.

Отмечается, что чесательный рефлекс особенно требователен к адекватности раздражителя подобрать для него искусственный раздражитель невозможно, но очень трудно Только строго определенный характер электрического тока, приложенного к коже, или пучок света собирательной линзой на определенном расстоянии может вызвать чесание; но малейшее изменение раздражителя уже не дает рефлекса.

Ко о р д и н а ц и я р е ф л е к с о в Старая физиология считала, что координация рефлексов в пределах спинного мозга нет, рефлекторные дуги здесь между собою независимы, поскольку головной мозг в этих рефлексах не участвует, а в спинном мозгу самом по себе нет никаких координирующих механизмов.

Уясним точный смысл слова «координация». Термин становится ясным, если обратиться к точной науке и вспомним основное определение и свойства координат точки: она о о п о д ч и н е н а о м е ж д у собою именуются при движении точки. «Соподчинение» нелинии — вот основной смысл термина «координация».

Старая физиология предполагала: для того, чтобы рефлексы протекали между собой соподчиненно, должны быть даны специальные «центры координации». Так как собственно в спинном мозгу их не находили, то считали, что рефлекторные цепи всех спинномозговых рефлексов действуют независимо друг от друга.

Однако мы видели, как тесно связаны между собой рефлексы, получаемые еще с полусиничного отдела, как они переходят друг в друга, развиваясь по принципу ресинхронной иннервации. Значит имеется соподчинение рефлексов еще и в полусиничном мозгу. Как же оно осуществляется в спинном мозгу?

Еще в школе Л ю д в и г а было установлено количественное преобладание в спинном мозгу чувствующих нервных клеток над двигательными; и чем выше этаж мозга, тем большим оказывается это преобладание.

Физиологическую значимость этого преобладания впервые установил Ш е р р и н г т о н (в 1904—1906 гг.).

Представим огромное рецептивное поле чесательного рефлекса, мы видим, как мелко должно быть здесь количество чувствующих окончаний и путей. Но одновременно с чувствующими элементами чесательного поля на двигательные приборы той же ноги могут действовать чувствующие пути и других рецептивных полей, например, сгибательного рефлекса. Яркая картина такого одновременного действия с рецептивными полями: собака бежит от болевого раздражения ноги (сгибательный рефлекс перешел в локомоцию), в это время ее кусает блоха, пока собака пробует одновременно и бежать и чесать — получаются только беспорядочные движения. Чтобы был практический толк, блоха должна отвечать на что-нибудь одно или бежать или чесать. И тогда увидим, что собака приспособилась: пробежит немножко, остановится, почесает или хотя бы прыгнет в воздухе лапой несколько раз, и опять побежит — это уже покажет что произошло сложная увязка сталкивающихся в ноге рефлексов в их протекании во времени.

Значит, сигналы от каждого из раздражителей кожи идут по своим собственным путям одновременно, один требует от ноги «Чешите», другой требует «Беги». Однако исполнить все сразу невозможно одной и той же ограниченной пачке мотонейронов в спинном мозгу соответствует очень много чувствительных путей, по которым могут одновременно прийти стимулирующие импульсы, на какой из них сейчас ответить — нужно выбирать и из всех «предпочесть одно. Значит, в каждый отдельный участок времени рабочего владельца достигает только одна рефлекторная система, другие авториммируются. Разве это не координация?

Классическая физиология безапелляционно говорила: координация в спинном мозгу происходит потому, что в головном мозгу, кроме центров для местных высших отправлений, например для дыхания, слуха, зрения, — есть особые «координирующие центры для спинного мозга. По Ш е р р и н г т о н у — координация является необходимым следствием морфологических отношений в самом спинном мозгу. Преобладание чувствующих путей над исполнительными делает неизбежным столкновение перед мотонейронами многих сенсорных импульсов, и в каждый отдельный интервал времени в исполнительном органе преобладает какое-нибудь одно действие. Координация в спинном мозгу не есть дар со стороны высших центров, но есть необходимость, обусловленная самим устройством центральной иннервации: множество афферентных путей сходится в один узкий пучок эфферентных нейронов (рис. 18).

Так осуществляется Шеррингтоновский «принцип общего пути» — principle of common path.

Этот принцип действительно не только для случаев переходов от чувствующих путей к двигательным; он верен для всей физиологии центральной нервной системы. Возьмем пример из будущих лекций: на каждую ганглиозную клетку в последнем нижнем слое сетчатки приходится 7—8 палочек и колбочек из верхнего воспринимающего слоя сетчатки, т. е. только седьмая и восьмая часть всех ретинальных импульсов, доставляемых фото-чувствительными элементами, могла бы беспрепятственно и без трансформации одновременно войти в нижний нервный слой и в оптический нерв.

Значит, мы имеем конвергенцию, сходимость приносящих путей, т. е. необходимость разобратся в приносимых импульсах, допустить к дальнейшему проведению лишь результаты их столкновения и трансформации. Этот механизм встречается на любом этапе центральной нервной системы и может осуществляться в одном и том же тракте неоднократно, например на стыке каких-нибудь двух периферических чувствующих нейронов перед одним межцентральным нейроном, не говоря уже о дальнейшей рефлекторной дуге с ее мотонейронами.

Значит, координация является необходимым условием для осуществления каждого отдельного рефлекса. Она должна слагаться и не может не слагаться уже там, где впервые образуется и сам рефлекторный акт.



Рис 16. «Воронка» Шеррингтона. Объяснение в тексте.

Где же конкретное место для столкновения и трансформации импульсов? Одни говорят — в междунервном спинаксе, например в последнем спинаксе перед мотонейроном, другие говорят — в промежуточном нейроне, т. е. в ближайшем к мотонейрону центральном нейроне. Указать со всею точностью гистологические места координации каждого отдельного рефлекторного акта — это является еще задачей.

Вернее сказать, что соподчинение происходит на каждом стыке пары звеньев перед третьим общим звеном, если предыдущая пара располагала большей возможностью проведения, чем последующее общее звено.

Джексон дал в свое время удачный образ: «спинной мозг думает не в отдельных рефлекторных дугах, а в цельных рабочих актах». Под рабочим актом понимается, например, чесание, сгибание, образование позы и т. д. Значит, соподчинение между рефлексами — это динамическое координирование, слагающееся тут же перед мотонейронами на ходу реакции.

Надо ясно представлять себе тот перелом, какой произвел Шеррингтон в учении о нервной системе своим «принципом общего пути». Недаром Лангле говорил: «Шеррингтон — это Ньютон центральной физиологии». Для учения о центральной нервной системе принцип Шеррингтона является такой же ведущей основой, как принцип тяготения для физики.

Рецепторы. В частности — кожные рецепторы. Наше жалоение тоже является примером применения принципа Шеррингтона: мы располагаем огромным материалом, о котором хотелось бы говорить, но для его изложения имеем слишком короткий участок «common path». Поэтому необходимо координировать наш материал во времени и в протяжении.

Для самого ускоренного ознакомления с возможной рецепцией начнем с опыта Г о р н и ч а (психофизиолог, Германия). Он чрезвычайно показателен, ибо в очень наглядной и легко запоминаемой форме дает общую ориентировку.

Человек с руками завязанными в незнакомой для него обстановке пытается к горячей печке, неожиданно обжигает и отдергивает руки. При этом тотчас выявляется, что в чрезвычайно краткий момент контакта рук с горячей печкой человек успел уловить пальцами и задонью множество ощущений 1, о геометрических свойствах поверхности (что печь выпуклая, что под пальцами оказался шов, что шероховатость направлена параллельными линиями и т. д.), 2) затем рука уловила теплоту и 3) вслед за тем наступила боль, которая потушила все другие ощущения и заставила отдернуть руку. Рецепция успела сложиться как бы постоянно, хотя протекала и крайне быстро.

Первое — это безболезненная тактильная чувствительность кожи; она осуществляется в особенности через Мейснеровские тельца. (Если их парализовать — ее не будет.)

Опыт делает ясным, что:

1) до начала теплового и болевого ощущения успевают осуществиться рецепции осязательные тактильные, вслед затем вступают в дело безболезненные температурные ощущения, потом боль; тактильная чувствительность обладает очень низким порогом возбудимости, очень малый период скрытого возбуждения (латентный период); очень малый дифференциальный порог, т. е. различно распознает и различает чрезвычайно близко лежащие точки в пространстве и во временной последовательности;

2) температурное различение уже более длительно по своему скрытому периоду, характеризуется большим дифференциальным порогом и более низкой лабильностью,

3) болевая чувствительность еще гораздо медленнее вступает в реакцию; ее порог раздражения высок, латентный период еще более длинный; различение места гораздо менее точно, локализация боли диффузная, т. е. дифференциальный порог для боли очень высок, лабильность здесь еще ниже, чем для температурного различения.

Появившись позднее, болевое ощущение заглушает собою все предыдущее, так как вызывает рефлекс сгибания — удаление от раздражителя.

Здесь нужно еще раз подчеркнуть биологический смысл этого взаимоотношения между рецепциями тактильной, температурной и болевой с соответствующими рефлексом. Об этом смысле мы говорили, разбирая рефлекс экстензорного толчка. Это — рефлекс, направленный на являющееся соприкосновением с раздражителем и обеспечивающий более близкое распознавание его. Возникает такой рефлекс в самом начале, на наиболее деликатные и болезненные раздражения, порог его очень низок, лабильность очень высока. Все эти детали подчеркиваем потому, что старые теории полагали, будто всякий рефлекс с самого начала и принципиально направлен на удаление от раздражителя, но не на приближение к нему.

Примером может служить воззрение профессора философии А. И. Введенского, по которому в основе психофизиологической деятельности человека лежат «патематические акты»; это означает, что все рефлексмы направлены принципиально, будто бы, на удаление от раздражителя. Всякий рефлекс своим появлением прекращает вызвавшее его раздражение (см. например: А. И. Введенский. «Психология без всякой метафизики»).

Если бы это было так, не было бы расширяющейся распознавательной деятельности организма и не могло бы развиваться и получать упражнение углубляющееся восприятие среды.

Для сравнительного изучения дифференциальных порогов рецепции тактильной, температурной и болевой может служить обыкновенный циркуль. Прикасаясь безболезненно ножками его к участку кожи, мы видим, что в некоторых местах даже очень близкое прикосновение двух ножек воспринимается раздельно; но стоит ножками нажать до боли, как этот дифференциальный порог становится сразу очень большим.

Покажем на примерах, каков дифференциальный порог тактильной чувствительности в пространстве для разных участков кожи человека.

	Взрослый	Мальчик 8 лет
Кончик языка . . . . .	1.1 мм	1.1 мм
Кожа сгибателя пальца . . . . .	2.2 »	1.7 »
Губы . . . . .	4.5 »	3.9 »
Кожа разгибателя пальца . . . . .	6.3 »	4.5 »
Запястья . . . . .	27.1 »	22.6 »
Шея . . . . .	54.1 »	36.1 »
Бедро . . . . .	67.4 »	40.8 »
Спина . . . . .		

Нетрудно определить и дифференциальный порог во времени, т. е. как часто следующие друг за другом касания воспринимаются еще, как отдельные раздражения, не слиято. Для этого применяют прибор по типу зубчатого колеса и замечают, при какой скорости вращения его еще ощущается касание каждого отдельного зубца к одной и той же точке кожной поверхности. Начало слияния двух последовательных болевых раздражений наступает уже для трех в секунду, тогда как для безболезненно-тактильной чувствительности при 300—600 в секунду. Скрытые периоды для боли 0,37 сек, для тепла 0,25 сек, для тактильных ощущений 0,13 сек.

#### ЛЕКЦИЯ XV

### РЕЦЕПЦИИ С КОЖНЫХ ПОКРОВОВ В СВЯЗИ С СООТВЕТСТВУЮЩИМИ РЕФЛЕКТОРНЫМИ РЕАКЦИЯМИ.

Речь о рефлексах заставила нас заговорить об источниках их возбуждения, т. е. о рецепторах. Они дают сигналы в нервные центры, по поводу которых центры и разряжают свое возбуждение по двигательным нервам. Для понимания основных вопросов рецепции важно основательно продумать опыт Горьича и каждому проделать его. Он дает возможность сравнить и сопоставить различные модусы кожной чувствительности с соответствующими рефлексам и с дальнейшими последованиями этих рефлексов для ближайшего распознавания среды. Тактильная, температурная и болевая рецепции как бы наслаиваются друг на друга. Мы видим последовательное вступление рецепторов в реакцию, убеждаемся, что сами рефлексы, вызываемые ими, различны. Осязательные сигналы, которые приходят с необычайной быстротой, может быть в тысячные доли сего, отнюдь не вызовут рефлекса отдергивания; но этот рефлекс неизбежно вызывается болевым ощущением. При этом важно помнить, что в ничтожное время успевает укладываться ряд процессов.

1) возбуждение на месте, т. е. накопление подпороговых раздражений в рецепторе;

2) проведение сигналов от рецептора до нервных клеток соответствующего центра,

3) восприятие и сопоставление, т. е. осознание этих сигналов в мысленных нервных эталонах.

В прошлый раз мы остановились на пространственном различении тактильных впечатлений. Кожа различных частей тела обладает очень различными дифференциальными порогами. Наибольшей тактильной чувствительностью у человека обладает кожа языка. Жаль, что у нас нет хвоста — он обычно обладает у животных очень большой чувствительностью, для многих животных он является наиболее важным осязательным органом (например, для крыс, мышей). У слона такую роль играет хобот. У летучей мыши — наиболее дистальные места крыльев.

Важным подспорьем в безболезненной тактильной рецепции являются кожные выросты — волосы, перья и т. п. Она действуют как рычаги, сильно возбуждая чувствительность таламуса в своем основании. Хороший пример такого действия перьев дает поведение голубя. Длинный головной мозг, он прекрасно ориентируется при полете и садится на предметы легкими, едва приметными прикосновениями крыльев.

Мы отметили также, что при старении организма порог пространственного различения тактильных впечатлений растет. И боль тупеет по мере старения. Но заметим, что тактильная чувствительность может значительно расти, совершенствоваться от упражнения. Ярким примером этого может служить работа прежних волжских агентов по смутке зерка, которые наощупь очень быстро распознавали тончайшие оттопки в качестве зерна, приходившего на прикатки.

Тактильную безболезненную рецепцию рассматривают как самое главное средство для геометрического ознакомления с миром, известно, что у людей с парализованным осязанием резко падает способность к геометрическому мышлению, к воображению пространственных форм.

Перейдем к дифференциальному порогу осознания во времени. Он измеряется частотой раздельно воспринимаемых последовательных раздражений, вызываемых прикосновением зубцов вращающегося зубчатого колеса к одному и тому же месту кожи. Для большинства животных порог слияния во времени наступает уже при трех раздражениях в секунду, т. е. при этом и более частом нанесении раздражения ощущение боли становится уже непрерывным.

Теплые прикосновения различаются, как одиночные, при частоте 2—2,5 в секунду.

А чисто осязательные прикосновения различаются раздельно уже при 300—600 последовательных прикосновениях в секунду.

Еще более поразительным оказывается вибрационное чувство. Волосок на конце колеблющегося камертона, приложенный к покровам головы, дает впечатление вибрации, а не сплошного касания, даже при 900 колебаниях в секунду.

Эта множественность раздельных восприятий во времени и обуславливает способность различать форму предметов, так как только сопоставлением и сравнением множества сигналов, чрезвычайно близких в пространстве и во времени, и может различаться форма поверхности.

Мы рассмотрели несколько кожных рецепторов; сигналы их осознаются в нашем мозгу, как ощущения.

Ясное дело, что эти ощущения не играют роли в спинномозговых рефлексах. Рефлексы протекают независимо от ощущений и ранее возникновения ощущений. Ощущения возникают постфактум, эта самостоятельность рефлексов является громадным облегчением для коры и подкорковых центров.

Вспомини принцип общего пути для нервной системы в высшей степени характерным является конвергенция, схождение путей к концу дуги, к исполнительным нервным элементам. Ограниченная пачка мотонейронов может быть использована с самых разных точек нервной системы. Раздражения с разных мест испрыт между собой, пока не возобладают стимулы какого-нибудь определенного рефлекса. Возникает интерференция стимулов, в результате которой возникает тот или иной нервный акт. Иногда центры не успевают дать предпочтение какому-либо рефлексу, быстро возникают фрагменты то того, то другого, и ни один не успевает завершиться. Яркий пример того, как иногда нервной системе не удается предоставить путь какому-нибудь одному рефлексу — стрихнинное отравление, оно лишает нервную систему этой возможности, получается хаос, беспорядочные движения, судороги, которые ведут к быстрому истощению и к смерти.

Каков биологический смысл конвергенции? Учтем, что с развитием нервной системы конвергенция эта все более и более обогащается, так как к одной и той же ограниченной пачке мотонейронов начинает подходить все больше разнообразных импульсов, кроме экстеро-рецепций с ближайших кожных покровов, подхват импульсы от среднего мозга, а с дальнейшим развитием — и от подкорковых центров и от центров коры головного мозга. При отсутствии ограничения проведения импульсов для каждого отдельного момента невозможно было бы не один и тот же мотонейронный механизм аплиять со многих этапов нервной системы, невозможно было бы последовательно и употреблении диалектического прибора в тех различных направлениях, в которых он фактически может работать.

Чем с более высоких этапов нервной системы получает сигналы определенный афферентный механизм, тем более обогащается, расширяется применение этого механизма. В самом деле — ноги человека производят локомоцию не мудренее, чем ноги собаки, но, кроме того, ноги человека способны и к другому применению их необычному у собаки, например, человек лишенный рук может научиться даже писать ногой картины. Через конвергенцию каждая конечность получает «многократное обслуживание», т. е. способность подчиняться самым разнообразным этапам нервной системы и соответственным сегментам спинного мозга, и продолговатому мозгу, и среднему мозгу и субкортикальным приборам, и коре; она способна отвечать на раздражения с многочисленных путей — и с ствольного, и с артельного и с тройничного нерва, и с любого пункта кожи. Если один из этих путей, необходимых для обслуживания конечности, выйдет из строя, он через некоторое время может быть заменен другим. Это было еще в XIX веке известно клиницистам, когда они наблюдали, что, когда конечность прекратила работу вследствие разрушения определенного центра коры головного мозга, то через некоторое время она возобновляла работу. Это явление было определено, как принцип «запасного обслуживания».

По существу термин «многократное обслуживание», «запасное обслуживание», «сходимость путей», «конвергенция» — лишь различные выражения Шеррингтоновского принципа общего пути.

Как будет сказываться на интерференции рефлексов значение лабильности? Какова роль более или менее высокой лабильности в процессе столкновения рефлексов и замены одного рефлекса другим?

Чем более лабилен прибор, т. е. чем большее число раз он имеет возможность осуществить процесс возбуждения в единицу времени, тем быстрее и чаще возможны переходы от одного



рефлекса к другому, т. е. переход общего пути на подчинении одному рефлексу в подчинение другому. Мы видим, что параметр лабильности дает возрастание по мере эволюции центральной нервной системы; с развитием нервной системы, с умножением способов рефлекторного приложения органов, лабильность должна возрастать, иначе, в силу сходимости путей, не успеет осуществиться смена влияний на мотонейрон на тех многочисленных станциях отправления в этажах, число которых становится все больше с эволюцией центральной нервной системы. По мере филогенетического развития наступает



Рис. 19 Сечения мозгового ствола кошки для изучения децеребрационной ригидности (по Магнусу и Радемакеру). Уровень I «Талламическое животно». Иннервация по телу нормальна. Имеется регуляция тепла. Уровень II Средне-мозговой препарат. Иннервация по телу нормальна. Регуляция тепла понижена. Уровень III Децеребрационная ригидность вследствие отделения красного ядра. Уровень IV Если сечение одностороннее, то ригидность развивается только на стороне сечения. Уровень V Сечение точно под вестибулярными ядрами продолговатого мозга. Ригидность выражена. Уровень VI Сечение по первому шейному сегменту. Ригидность прекращается. Уровень VII Превращаются шейные рефлексы. После этого сечения — чисто спинальный препарат.

все более разнообразная по содержанию и более быстрая по выполнению интерференция рефлекторных действий в общем пути.

Влияние продолговатого мозга на рефлексы. Децеребрационная ригидность.<sup>1</sup> Для изучения влияния продолговатого мозга на спинномозговые рефлексы трепануем череп. Проникнем скальпелем в расщеп между большим мозгом и мозжечком и проведем здесь перерезку мозгового ствола по тенториуму (Шеррингтоновское сечение). В результате наступает спазм всей антигравитационной мускулатуры, т. е. той мускулатуры, которая противостоит при стойке тела силе тяжести. Эту общую ригидность разгибательной мускулатуры Шеррингтон назвал «статический рефлекс». И он же показал, что спазм этот развивается лишь в тех мышцах, которые сохранили в себе проприоцептивную иннервацию.

Поскольку стойкий спазм в мышцах осуществляет в теле иннервацию

<sup>1</sup> От лат. слова *rigidum* — твердый, жесткий.

определенной тонической позы, он должен опираться на проприоцептивные рефлексy. Назовем этот спазм «децеребрационной ригидностью». От нормальной позы стояния он отличается чрезвычайной замедленностью способности приспособлять позу к изменениям текущих условий. Спазм происходит от того, что разрез задан nucleus ruber — двойное симметричное ланное ядро, расположенное в среднем мозгу под четверохолмием (см. рис. 19).

## ЛЕКЦИЯ XVI

### ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА НА СПИННОМОЗГОВЫЕ РЕФЛЕКСЫ

На лекции демонстрируется децеребрационная ригидность на кошке в той форме, как ее получал Шеррингтон. Перерезка мозгового ствола на уровне костной перегородки между мозжечком и затылочной частью коры полушарий. В трепанационное отверстие черепа на этом уровне вводится пугачатый скальпель так, чтобы плоскость его реза все время касалась названной костной перегородки (tentorium). Рука оператора должна чувствовать, что скальпель не сходит с этой поверхности и, ориентируясь по ней, погружает инструмент до того момента, когда его пугачатый конец упрется в сопротивление нижележащих тканей. Тугой конец инструмента предохраняет от ранения сосудов. В момент, когда конец скальпеля упрется в сопротивление, и живо быстрым движением лезвия в плоскости касания к tentorium т е поперек мозгового ствола произвести сечение этого последнего. Такое сечение мозгового ствола, по Шеррингтону, будет больше или менее соответствовать уровню V на рис. 19, но на вентральной стороне мозга будет выходить ближе к красному ядру, и даже захватывать красное ядро среднего мозга, в область, оставшуюся в связи с нижележащими этажами мозгового ствола. Это обстоятельство, что красное ядро захватывалось перерезкой Шеррингтона, приводило последнего к мысли, что и весь симптомокомплекс послеоперационного спазма мышц производится именно красным ядром вследствие отделения его от более высоко лежащих органов мозга. У Шеррингтона получался препарат, в котором красное ядро мозгового ствола сохраняло связи с мозжечком, но теряло связи с большим мозгом. Так естественно возникала мысль, что красное ядро в мозговом стволе является пограничником для регуляции нижележащих рефлексов продолговатого и спинного мозга, с одной стороны, с мозжечка (иннервация длительных поз) с другой стороны, с большого мозга (иннервация быстро заканчивающихся эпизодов работы. И с того момента, как терялось влияние со стороны большого мозга, красное ядро переходило под одностороннее влияние мозжечка т е начало развивать в гиперболическом виде иннервацию поз, переходившие в длительные спазмы. Как увидим, эти исходные представления Шеррингтона в пришлось впоследствии несколько изменить по мере того, как стало выясняться, что продолговатый мозг, сам по себе, способен поддерживать тонические иннервации в мускулатуре, а, с другой стороны, влияние красного ядра на нижележащие этажи оказывались более подвижными и разнообразными в зависимости от меняющихся отношений между центральными этажами, в частности от возраста.

Тоническая картина децеребрационной ригидности, получаемая экспериментально по Шеррингтону, соответствует тому спазматическому состоянию, которое в клинике получило название «опистотонуса». Термин происходит от греческих слов opisthen — назад и tonos — напряжение. Находящийся в состоянии опистотонуса человек, будучи положен на

спину, может долго удерживать неподвижное положение, при котором тело касается подставки только затылком и пятками. Шеррингтон демонстрировал свинки с оперированными им животным в положении опоры на четыре конечности, и неподготовленный наблюдатель находил, что это просто стоящая кошка и стоящая собака. Британский физиолог назвал это состояние «стандинг-рефлекс», т. е. «рефлекторной стойкой». Это название и характеристика более или менее соответствуют действительности, так как децеребрационный спазм сводится на длительное удерживание скульптуры стоящего тела.

Доказательством того, что это — рефлекс, что стойка все время поддерживается сенсорными сигналами, является исчезновение ригидности в тех отделах мускулатуры, где сделана перерезка задних корешков. Однако мы имеем здесь не рефлекторное движение, а рефлекторное положение, стойку, рефлекторное поддержание позы. Оно все время поддерживается проприоцептивными импульсами с мышц в спайной мозг при условии отделения продолговатого мозга и каудальной части красного ядра от выделяющих частей головного мозга.

Если мы перережем корешки чувствующих нервов, идущие, например, к задней ноге, то эта нога, потеряв чувствительность, вместе с ней потеряет и тонус; в остальных частях тела копы будет попрежнему поддерживаться ригидность.

Подробным изучением состояния децеребрационной ригидности и связанных с ней рефлексов мы обязаны Магнусу (Утрехт).

Магнус установил, что ригидность наступает в различной степени в зависимости от уровней сечения мозгового ствола. Он открыл и изучил ряд новых рефлексов на фоне децеребрационной ригидности.

**Шейные рефлексы.** Будем у ригидной после децеребрации кошки изменять положение головы относительно краниально-каудальной оси тела, поворачивая голову кошки:

- 1, мордой вправо, теменем влево,
- 2, мордой вправо, теменем вверх,
- 3, мордой симметрично вверх, теменем назад (голова запрокинута);
- 4) мордой симметрично вниз к животу, поза вроде той, что у кошки, стоящей и вшающей пол.

Схемы этих положений представлены на рис. 20 (Прибыль разгибательного тонуса показана знаком +, убыль знаком —)

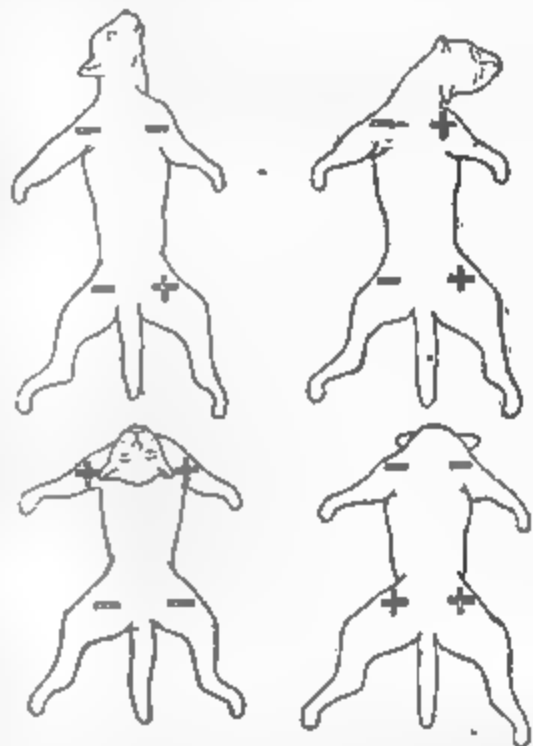


Рис. 20. Перераспределение тонуса разгибателей в конечностях кошки при шейных рефлексах.

Каждый тип такого изменения в положении головы относительно туловища влияет по-своему на распределение тонуса в теле а в конечностях.

1 Поддержав голову в первом положении, вскоре замечаем, что с той стороны, куда голова повернута теменем, экстензорный (разгибательный) тонус убыл, т. е. ноги стали более уступчивыми при пассивном сгибании их. С противоположной стороны в это время разогнутые конечности стали более напряженными, т. е. наблюдается избыток экстензорного тонуса.

2. Во втором случае наблюдаются еще более напряженная, пружинящая экстензия с правой стороны и полное расслабление разгибателей, снятие экстензорного тонуса слева. А если подольше поддержать голову в таком положении, то слева, после расслабления разгибателей может наступать даже некоторый наклон на флексию, на сгибание.

3 Отгибание и подъем головы назад и у нормального животного вызывают сгибание задних конечностей (приседание) и упор на передние лапы, разгибание их. Тем более это проявляется на фоне децеребрационной ригидности.

4 Подгибание головы с опусканием морды вниз, наоборот, расслабляет экстензоры у передних и напрягает их у задних ног. Сравните позу кошки склонившейся к блюдечку, чтобы лакать молоко.

Все эти отношения заданы еще в норме. В состоянии децеребрационной ригидности они выступают наиболее ясно и шаржированно.

Как понять это влияние положения головы относительно туловища на изменение экстензорного тонуса отдельных частей тела?

а) Если на шею положить тряпку с холодной водой или ввести в мышцы шеи новокаин (т. е. на время ослабить действие чувствующих окончаний в мышцах шеи), то на время охлаждения или наркоза положение головы по отношению к туловищу никак не будет влиять на общий тонус. Но с окончанием действия наркоза, или охлаждения, прежнее влияние относительного положения головы возобновляется.

б) Необратимое выключение шейной чувствительности, например перерезка шейных чувствующих корешков, совсем устраняет эти рефлексy; тонус теряет зависимость от положения головы по отношению к туловищу.

Эти факты показывают, что чувствующие нервы шеи играют командную роль в распределении тонуса в теле. Теперь нам понятно, почему такого рода рефлексy наваны Магнусом «шейными рефлексами».

Причины, вызывающие децеребрационную ригидность; центры шейных рефлексов. Ученик Магнуса, Радемакер, сумел подобраться к стволу головного мозга спереди; проделав эту труднейшую операцию, он открыл себе возможность манипулировать на вентральной поверхности мозгового ствола на уровне красного ядра.

Неглубокий надрез в 2-3 мм в глубину немедленно вызывает полную децеребрационную ригидность. Таким образом, Радемакер показал, что нет необходимости отсекал средний мозг от мозжечка, чтобы вызвать ригидность, достаточно перерезать Форелевский перекрест рубро-спинальных путей (рис. 21) (Заметим мимоходом, что после Базельского

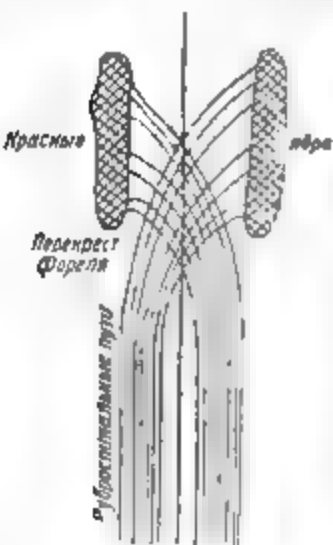


Рис 21 Схема рубро-спинальных путей в их начале в среднем мозгу

конгресса анатомов рациональная номенклатура нервных путей строится по двум терминам, первый из которых обозначает станцию отправления, второй — станцию назначения проводимых импульсов.) Как видно из данных Радемакера, поводом к наступлению децеребрационной ригидности служит прекращение проведения по руброспинальным путям, т. е. прекращение влияния красных ядер на продолговатый и спинной мозг. Она наступает (правда, не так эффективно) и в том случае, если перерезка проведена ниже шеррингтоновского сечения, даже на уровне первого шейного позвонка, лишь бы сохранились центры продолговатого мозга ниже выхода VIII нерва и были пересечены руброспинальные пути. Сохраняется также влияние относительного положения головы на распределение позного тонуса. Значит центры шейных рефлексов лежат в нижней трети продолговатого мозга (ср. рис. 19).

Шея по поводу изменений в положении головы относительно туловища сигнализирует через посредство своих кожных и в особенности проприоцептивных чувствующих приборов и центры продолговатого мозга — отсюда импульсы идут через спинной мозг в мотонейроны передних рогов и производят определенное влияние на позный тонус.

Мы видим, что командную роль в этих рефлексах играют положение головы относительно туловища и рецепция, возникающая по поводу перемещений в этом положении.

**Лабиринтные рефлексы.** Разберем теперь новый ряд тонических рефлексов, которые не зависят от этого относительного положения головы к туловищу.

Если перерезкой трех верхних шейных чувствующих корешков устранить шейные рефлексы, или прибинтовать шею так, чтобы голова не меняла своего положения относительно туловища, и затем поворачивать кошку в пространстве, как куклу, то в зависимости от положения головы в пространстве мы заметим на кошке развитие разных степеней позного тонуса (рис. 22).

Найдено, что наибольшего значения тонус разгибателей в конечностях и туловище достигает при таком положении головы, когда плоскость ротовой щели с плоскостью горизонта составляет угол в  $45^\circ$ , в этом положении разгибательные мышцы кошки напрягаются до максимума. Наименьшее значение тонуса разгибателей получается при противоположном положении головы, когда указанный угол равняется  $135^\circ$ . Между этими положениями наблюдается ряд постепенных переходов позы при средних степенях разгибательного тонуса.

Какие рецепторы играют здесь решающую роль в установлении величины позного тонуса?

Чтобы эти рефлексы протекали нужно, чтобы были сохранены VIII пара нервов и их рецепторный аппарат. Охлаждение уха или наркоз его (выпрыскивание в среднее ухо кокаина) ослабляет рефлекс на соответствующей стороне. Перерезка слуховых нервов прекращает их



Рис. 22. Объяснение в тексте.

Значит, какой-то физический фактор и вектор в пространстве действуют на какие-то части рецепторного аппарата *lego acustici*.

Этот вектор — сила тяжести. Она действует на отолитовый аппарат в вестибулярном отделе внутреннего уха. Отолитовый аппарат расположен вместе со слуховым прибором и имеет общий с ним нерв (*n. oclavis* или *n. acusticus*); но отолитовый орган — особый рецептор, гораздо более древний аппарат, чем слуховой рецептор уха, и от него отправляются специальные нервные ветви вестибулярной части *lego oclavi*.

В скальной кости черепа имеется сложная система внутренних полостей. Среди них специальная полость соответствует костному лабиринту. В него, как в своего рода костный футляр, вложен кожанный или перепончатый лабиринт (рис. 23), эластические стенки которого частью прикреплены к стенкам костного лабиринта, частью оставляют между собою и костными стенками футляра свободное пространство, наполненное пери-

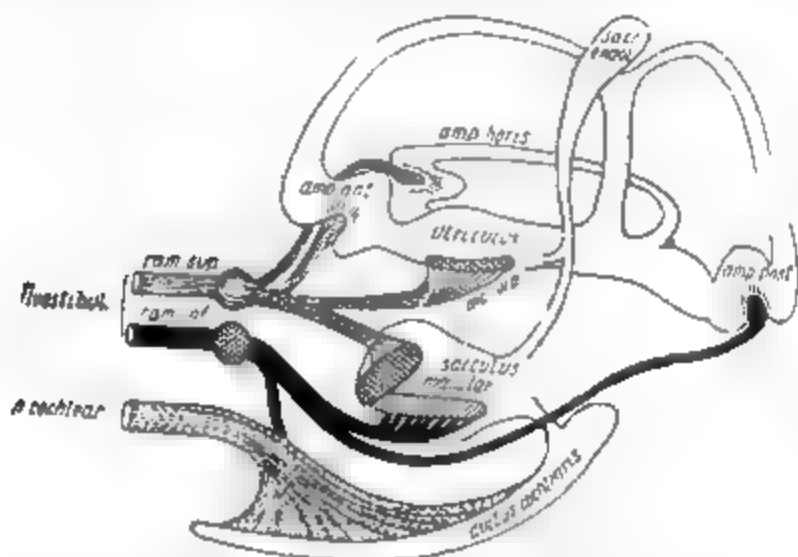


Рис. 23. Схема кожного лабиринта [по Бюрле (de Burlet)].

лимфой. Перепончатый лабиринт содержит внутри особую жидкость — эндолимфу и состоит из «улитки», «преддверья» и «полукружных каналов».

В улитке расположен «Кортиев орган», специально слуховой рецепторный аппарат. Отложив пока его изучение, рассмотрим «преддверье», или вестибулярный аппарат, так как именно в нем находится рецептор отолитового аппарата.

Полость «преддверья» выполняют два кожистых мешочка: *sacculus* и *utricle*. Стенки этих мешочков в определенных местах имеют особые нервные выходы — «*maculae acusticae*», или «слуховые пятна». Эти «слуховые пятна», по видимому, собственно к слуху отношения не имеют, но специализированы для рецепции направления тяжести. Каждое пятно — это скопление чувствительных волосковых нервных клеток, от которых отходят веточки вестибулярного нерва, входящего в *n. oclavis* (в саккулюсе есть два таких пятна, в утрикулусе одно). К волоскам этих чувствующих клеток прикреплены известковые кристаллы, склеенные в одну массу. Эти кристаллические образования — отолиты. При любом положении головы

в поле силы тяжести раздражают чувствующие клетки. либо тянут, либо давят нервные элементы в *maculae acusticae*

Отолитовые органы кожного лабиринта и есть тот рецептор, который играет решающую роль в изменении тонуса при пространственных перемещениях головы в поле силы тяжести. С их помощью животное может различать «вверх» и «вниз». Наибольшее состояние разгибательного тонуса происходит в том положении, когда отолиты т. е. у т волоски нервных клеток (положение теменем вниз), при положении теменем вверх отолиты давят на волоски, и тогда разгибательный тонус наименьший. Импульсы от «слуховых пятен» идут в продолговатый мозг и в мозжечок. Лабиринты соединены с последним «прямыми мозжечковыми путями Эдингера».

Двугранный угол между плоскостями утрикулярных пятен, правого и левого уха равен у человека около  $168-169^\circ$  и направлен, вершиной

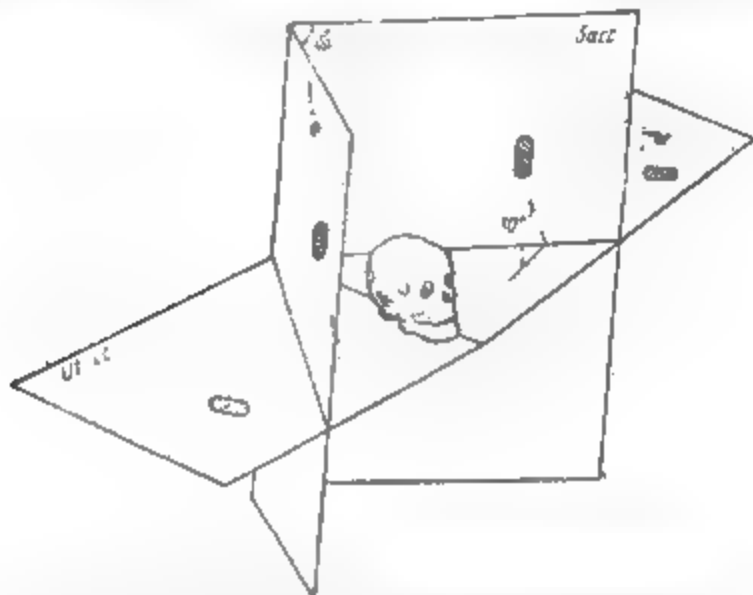


Рис. 24. Расположение в трехмерном пространстве относительно черепа «слуховых пятен» (*maculae acusticae*) вестибулярного лабиринта.

вниз. Угол между плоскостями пятен правого и левого саккулюса равен около  $50-60^\circ$  и направлен острием назад к затылку (рис. 24).

Опираясь на показания отолитовых органов, животные обнаруживают замечательную склонность найти такое положение, при котором достигаются по возможности равномерное действие тяжести на отолиты и средняя степень разгибательного тонуса в корпусе и конечностях. Это — активно поддерживаемая симметричная поза «спокойной стойки» четвероногого животного с несколько приподнятой головой. Это — поза «покоя», действительно поддерживаемого рефлекторными приборами «оперативный покой» животного.

Если вывести из строя один из лабиринтов, то голова уставляется так, чтобы здоровый лабиринт был выше. Такое положение «оперативного покоя» обусловлено тем, что при нем сила тяжести равномерно влияет на отолиты оставшегося лабиринта.

Мы подчеркиваем понятие «оперативный покой». Когда оба лабиринта на месте, то устойчивое положение головы и тела не есть покой.

пассивный, покой бездеятельности, а активно поддерживаемая поза. Плывущая в воде гадюка нажимает тело, но голову держит прямо по направлению своего движения. Устойчивость головы дает возможность удерживать намеченный курс. Если же разрушить у гадюки лабиринты, голова будет колебаться вместе с остальным телом, и гадюка не сможет держать постоянного направления. Мы убеждаемся, что и в нормальных условиях дело идет в сущности о том, что животное все время размыскивает и поддерживает такое положение головы, когда сила тяжести симметрично действует на отолитовые аппараты, этим достигается, с одной стороны, активно устойчивое положение головы, с другой стороны, средний тонус в мускулатуре тела.

Активно удерживаемое положение головы темнем кверху при котором отолитовые органы расположены симметрично в поле силы тяжести, фактически называются нормальным положением головы.

Нормальное положение головы — чрезвычайно важное для организма, так положение оперативного покоя от которого в следующий момент животное будет отражаться в своих ориентировках и в наблюдениях во внешней среде в своем реагировании на влияния текущей среды.

Мы видим, что механизмом «некоторой магической силы в пространстве, поддерживающий голову животного в нормальном положении» (Матис), сводится на рефлекторно тоническое растяжение шеи и на тоническое возбуждение антигравитационной мускулатуры черепа, ориентирующиеся рецепциями с отолитов, устанавливающихся симметрично по отношению к направлению тяжести.

Другой рецептор вестибулярного аппарата расположен у полукружных каналов кожного лабиринта, именно в их ампулах.

Три полукружных канала в каждом ухе расположены приблизительно в трех взаимно перпендикулярных плоскостях — приблизительно в горизонтальной, фронтальной и сагиттальной. В основаниях каналов, где они отходят от полости утрикулуса, есть расширения — ампулы полукружных каналов. В стенках их расположены особые нервные выходы, так называемые *crustae acusticae*, или «слуховые гребешки», тонкое строение которых очень сходно с *maculae*, это — скопление таких же волосковых нервных клеток, но волоски здесь свободны, никаких кристаллов на себе не несут, а просто торчат в эндолимфе. При неравномерном линейном или при вращательном движении происходит сдвиг эндолимфы, которые раздражают нервные клетки соответствующего «гребешка».

Таким образом адекватным раздражителем для рецептора полукружных каналов является положительное или отрицательное ускорение эндолимфы в направлении фактического движения тела. Равномерное линейное движение тела не способно повлиять на этот рецептор, и потому нами не замечается, если нет дополнительных сигналов с других органов чувств, вроде осязания и зрения. Когда глаза закрыты и осязание имеет дело с постоянными раздражителями мы не можем различить движется ли стоит на месте тот корабль, в каюте которого мы лежим.

Так как полукружные каналы расположены приблизительно в трех взаимно перпендикулярных плоскостях и каждый из них воспринимает изменения скорости в своей плоскости то вся система обеспечивает организму возможность различения передвижений в трехмерном пространстве.

От кожного лабиринта, именно от саккулуса, отходит также *ductus endolymphaticus*, который заканчивается посредством *sacculus endolymphaticus* — кожного вместилища, выходящего из каменистой кости в полость черепа. Это — один из важных приборов для выравнивания движения



в полостях черепа и внутреннего уха в соответствии с давлением внешней среды. Вспомним, что полость среднего уха сообщается с носоглоткой через евстахиевы трубы, которые активно участвуют в каждом акте глотания, закрываясь, раскрываясь и выравнивая давление в среднем ухе.

Из изложенного мы видим, что тонические рефлексы мускулатуры, обоняющие установку поз тела и опирающиеся на проприоцептивную

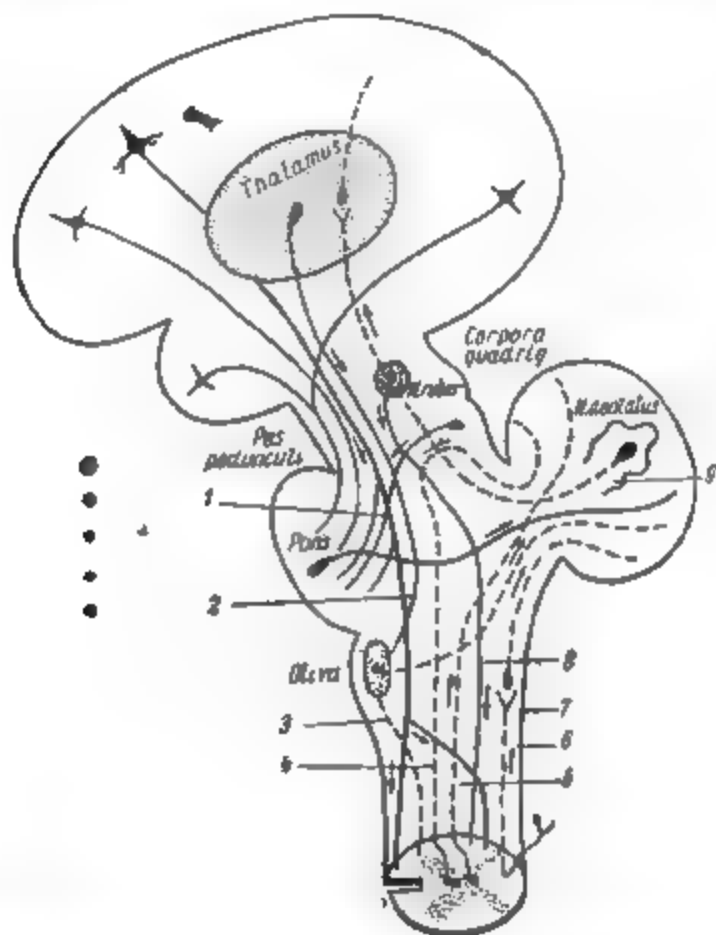


Рис. 25. Схема проводящих путей от мозгового ствола к мозжечку (по Виллигеру): 1 - пути от коры мозга и варолиев мосту и пирамидальный путь, 2 *Tractus thalamo-olivaris*, 3 *Tractus spino-olivaris*, 4 *Tractus spino-cerebellaris ventralis* (Gowers), 5 *Tractus spino-cerebellaris dorsalis* (Flechsig), 6 - главный восходящий путь, 7 - его ядро, 8 - *Tractus rubro-spinalis* (Monakow), 9 *Tractus cerebello-tegmentalis*.

иннервацию спинного мозга, получают общий контроль, ориентировку и интеграцию с двух главных инстанций — с одной стороны — с продолговатого мозга, при помощи шейных рефлексов, с другой стороны — с продолговатого и среднего мозга, при помощи лабиринтных рефлексов.

Адекватным раздражителем для шейных рефлексов является относительное положение головы к туловищу, адекватным раздражителем для лабиринтных рефлексов — относительное положение головы в поле силы

тяжести и изменения в скорости движений тела, линейно-поступательного и вращательного

Связь красного ядра с высшими центрами  
Красное ядро — передаточный пункт между спинным и продолговатым мозгом и прочим головным мозгом, в частности — мозжечком

Влияния мозжечка на спинной мозг идут преимущественно через посредство красного ядра. Здесь знакомый нам рубро-спинальный путь усложняется в церебрально-рубро-спинальный

Кроме того, кора большого мозга связана мощными путями с мозжечком. Таким образом, красные ядра входят в качестве посредника в многонейронный путь от коры через мозжечок к спинному мозгу, это — церебрально-церебрально-рубро-спинальная система.

Кроме того, от коры большого мозга проходят пути к красному ядру, не выходя в мозжечок, т. е. кора непосредственно связана с красными ядрами, а через них — со спинным мозгом. Это — церебрально-рубро-спинальный путь.

Наконец, имеется еще более короткий путь: кора связана со спинным мозгом, не выходя ни в мозжечок, ни в красное ядро. Это — церебрально-спинальный путь, который называется еще «пирамидальным» прямым путем, потому что он начинается от «пирамиды» — крупных пирамидных клеток в пятом слое серого вещества коры и заканчивается в исполнительных конечных моторных нейронах передних рогов серого вещества спинного мозга (рис. 25). Для ориентировки в путях сообщения между центрами рекомендуют книгу Виллигера. «Головной и спинной мозг» (есть несколько русских и немецких изданий).

ЛЕНЦИЯ XVII

## РЕФЛЕКТОРНЫЕ ПОЗЫ И РЕФЛЕКТОРНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

Разобрав лабиринтные рефлексy и вспомнив схемы проводящих путей, мы сможем более точно определить причину дцеребрационной ригидности и влияния продолговатого мозга на позы и рефлексy.

Еще с Марша-Л-Холла известно общее положение: все спинальные рефлексy идут отчетливее — облегчается их проведение, если у животного нет головного мозга.

Дцеребрационная ригидность есть не что иное, как чрезвычайная облегченность тонических позыных рефлексов, возникающая после того, как с этих рефлексов снято влияние высших центров, «некому стало их задерживать».

Значит со стороны головного мозга проявляется торможение на нижележащие центры. Принципиально утверждал это еще Э. Г. Вебер. Впервые установил это экспериментально И. М. Сеченов в 1863 г. Вспомним опыт по «сеченовскому торможению». Подсаживание в промежуточный мозг возбуждает расположенные в нем центры настолько, что вызывает автоматизацию всех рефлексов спинного мозга. Сеченов начал говорить о тормозящих центрах головного мозга. Эта идея пролила большое впечатление на общественную мысль того времени. В медицинской литературе, в психиатрии, в психологии, в адвокатской практике она привилась очень широко за короткий срок.

Но возникает принципиальный вопрос, что представляют собою такие специально тормозящие центры. Как представлять себе их образ действия?

Супрун Л. А. в 1930 г. установил очень интересную зависимость: возбуждение в области красного ядра сокращает хронаксию, т. е. влияет на параметр пашливости в сторону его понижения в задней ноге. Значит, сеченовские «центры торможения» способны не только тормозить, но и подготавливать почву для возбуждения.

Область красного ядра способна изменять рефлекторную деятельность спинного мозга, изменять текущую его лабильность, видоизменять течение рефлекторных эфентов в задних конечностях, тормозить тонус разгибателей, дабы облегчить появление тетанусов в сгибателях.

Приходим к таким выводам.

1. Децеребрационная ригидность наступает в том случае, если отделим спинной мозг от красного ядра.

2. Она есть выражение чрезвычайного облегчения тонических рефлексов в антигравитационной мускулатуре по поводу отделения красного ядра.

3. Значит, красное ядро тормозит проприоцептивные рефлексы спинного мозга, регулирует их течение, подчиняя его рефлексам более высокого порядка на очередные импульсы среды. Такая регуляция предполагает активное состояние красного ядра и прилежащих к нему центров среднего и промежуточного мозга.

4. Кто же в корне возбуждает эти центры, лежащие в субталамической области диэнцефалона и в среднем мозгу? Вспомним, что красное ядро а) имеет прямые связи с корой большого мозга, б) получает импульсы с мозжечка, а мозжечок от лабиринта по эдвингеровским путям в) подчиняется прилежащим центрам экстрапирамидальной системы, т. е. полосатому телу и субталамическим ядрам промежуточного мозга. Таким образом, красное ядро является областью, постоянно возбуждаемой по поводу импульсов, приходящих с лабиринта с мозжечка, с коры, с промежуточного мозга.

5. Значит, красное ядро является местом, около которого конвергируют равнообразные пути высших этажей. Это опять-таки common path, но только «общий путь» высшего порядка, от которого надо отличать «общий конечный путь», коковым является система мотонейронов. Красное ядро есть общий путь для регуляции импульсов кортикальных, церебеллярных, мостовых (от Варолиева моста), стволовых, лабиринтных, дабы обеспечить в теле текущую иннервацию позы в подчинении ее текущим задачам животного во внешней среде. При поражении красного ядра выпадает фактор, регулирующий проприоцептивные рефлексы, тоническую деятельность спинного мозга.

6. Рефлекторная деятельность координируется уже и в спинном мозгу. Мы видели, что там можно вызывать сгибание, разгибание, чесание как отдельные эпизоды. Но на спинальном препарате нехватает обобщающего регулятора, подчиняющего эти эпизодические рефлексы текущей позе организма, как целого.

7. Характеризовать красное ядро только как тормозное было бы крайней односторонностью. Оно должно одни импульсы задерживать, другие — поддерживать.

Да и самый акт торможения по своей внутренней природе является выражением возбуждения того центра, которым он производится, равно как трансформацией возбуждения в том субстрате, где он наблюдается.

## Мозжечок

У ряда животных мозжечок достигает таких размеров по сравнению с другими частями головного мозга, что становится преобладающим по массе. Например, анюха имеет чрезвычайно массивный мозжечок, тогда как ее большой мозг производит впечатление лишь «гипертрофированных обонятельных луковиц» (Эддингера). Надо догадываться, что мозжечок

может приобретать функционально исключительное значение в поведении животного. Что представляет собою мозжечок?

Этот большой орган пытались населить самыми разнообразными квартирантами, в то время как экспериментальных данных не хватало.

Варолиус определял его, как центр слуха и вкуса.

Галль (френолог, Австрия) видел в нем «центр половой деятельности»

Легалья, Флюранс (Франция, родоначальники классической школы централистов) дали знаменитую формулировку, которая пыталась абстрактную идею всадить в конкретный орган. «мозжечок является центром координации»

Роландо (Италия) — очень точный и сухой ум, настроенный на ньютоновский лад «гипотеза и не строю», — хотел ограничиться лишь следующей констатацией факта «мозжечок имеет какое-то отношение к поперечно-полосатой мускулатуре, правая половина мозжечка — к правой стороне тела, левая — к левой». Это положение и по сей день точно: в мозжечке нет того перекрестного заведывания мускулатурой, какое имеется, например, в большом мозгу.

По Мажанди (Франция), «мозжечок — есть центр равновесия». Это близко к истине, но чрезмерно абстрактно, требует значительного развертывания.

Согласно Люсьона (Италия), «мозжечок есть главный центр мышечного чувства». Несмотря на психологизм этой характеристики она близка к истине, так как имеет в виду проприоцепцию. Положение Роландо здесь существенно дополняется.

Самое точное, что мы знаем о мозжечке, дали опыты Люччани (Италия), посвятившего свою жизнь изучению мозжечка. Продолжая дело Роландо, он стремился уточнить, в чем выражается влияние мозжечка на поперечно-полосатую мускулатуру.

При этом Люччани был типичным представителем того принципиального направления в науке, которое развилось во второй половине XIX столетия в Европе и которое поставило основную и главенствующую задачу науки в «аналитическом описании данного», тогда как интерпретация и объяснение этого данного могут оставаться делом условным. Это было то направление, которое возглавлялось в finisce Киртгофом. Описательные данные, к которым перешел Люччани, были следующие:

При частичном и общем поражении мозжечка наблюдаются три симптома более местного или более общего характера:

1) «атония» — упадок или выпадение тонуса в мышцах,

2) «астения» — общий упадок силы мышц, преждевременное расслабление текущих тетанусов;

3) «астазия» — склонность давать колебательные движения вместо длительного сплошного устойчивого тетанического действия, т. е. упадок устойчивости в развитии тетанусов.

Признаки ее — дрожание членов тела, нетвердая дрожащая походка.

Люччани дал блестящий образец экспериментальной критики ходячей теории Легалья, согласно которой мозжечок есть «центр координации». Критика эта не потеряла своего значения и в наши дни, ибо и в наши дни можно читать в учебниках и в экзаменационных конспектах, что мозжечок есть «центр координации». Характеристика эта очень импонирует своей кажущейся ометчивостью и бесподобной краткостью. Люччани задавался вопросом значит ли, что безмозжечковое животное в самом деле лишено способности координировать какие бы то ни было позы и движения, если после операции удаления мозжечка оно фактически

лежит в расслаблении и едва поддерживает разведенные местные рефлексы на местные раздражения. Оказывается, что надо всего лишь заметить для такого животного обычную воздушную среду средою жидкою с доведением удельного веса жидкости до величины, равной удельному весу тела животного. Чтобы оперированное животное, во-первых, приняло более или менее нормальную позу и, во-вторых, отпавшая от этой позы, начало производить достаточно координируемые движения конечностями, подобные движениям животного, плавающего или барахтающегося в воде. Итак, дело не в том, что препарированное животное лишено способности координировать свои иннервации, а в том, что мышцы его неспособны противостоять тяжести, достаточно оказать им поддержку, соответственно ослабив силу тяжести, чтобы способность координации проявилась в высокой степени. Значит объективно описать безвозможный симптомокомплекс следует просто, как крайнее ослабление мускулатуры и ее тонических и тетанических отправлениях, но отнюдь не как прекращение координации.

И притом это общее расслабление мускулатуры имеет место лишь в острых опытах удаления мозжечка. В хронических опытах способность координации постепенно выявляется и в воздушной среде по мере того, как животное оправляется от острых последствий тяжелого хирургического вмешательства. Мы уже знаем, что координация шейных тонических рефлексов и лабиринтных тонических рефлексов возможна и независимо от мозжечка и после его удаления.

В пределах метода «чистого» описания непосредственно данного, по Льючиани мозжечок рисовался, как по преимуществу двигательный орган, тонизирующий, усиливающий, поддерживающий во времени активность скелетных мышц. Можно сказать, сам метод обрекал на известную односторонность результатов. Но метод же оберегал Льючиани от категорического догматизма в оценке результатов. Поэтому римский ученый отнесся терпимо к новой идее о роли мозжечка, развитой в 1892—1897 гг. в Италии же профессором Люссани. По мысли Люссани мозжечок должен иметь отношение к сензорной функции скелетных мышц мозжечок есть орган мышечного чувства. На современном языке это значит, что мозжечку приписывается ближайшее отношение к проприоцепции и проприоцептивным рефлексам скелетной мускулатуры. Тогда факты Льючиани получают такую интерпретацию: тонус, сила и устойчивость иннервации в мускулатуре обслуживаются мозжечком, поскольку он подчиняет себе проприоцептивные спинальные рефлексы мускулатуры. Большим подкреплением мысли о рефлекторной природе мозжечковых влияний на мышечный тонус были исследования Эвальда о лабиринтном тонусе. Здесь впервые наметилась, с одной стороны, органическая увязка между проприоцептивным тонусом спинного мозга и лабиринтными рефлексорами — ориентирами тела в поле силы тяжести с другой стороны, наметилось совсем особое значение мозжечка как гравитозного образования, обобщающего в себе управление разнообразными поано-тоническими рефлексами в их совокупности.

Постепенно накоплявшиеся факты и идеи подготовили историческую почву для превосходной физиологической систематизации центральных приборов, данной Шерригтоном в 1906 г. Эта систематизация концентрировала и обобщала результаты ряда поколений физиологов и подводила итоги международной науки за предшествовавшее столетие.

Шерригтон подчеркивал, что конечные общие исполнительные пути в мускулатуре высших животных оказываются под параллельным и конвергирующим обладанием двух глубоко специализи-

рующихся рефлекторных систем. Одна из них надстраивается над проприоцептивными приемниками непрерывных влияний среды (проприоцепторы мышц и вестибулярного лабиринта), увеличивается в головном мозгу мозжечком (*cerebellum*) и направлена на выработку и культивирование в особенности рефлексов положения и длительных поз в поле силы тяжести. Другая же из них надстраивается по преимуществу над экстероцептивными приемниками быстро сменяющихся предупредительных сигналов среды (зрение и слух), увеличивается в головном мозгу большим мозгом (*cerebrum*) и направлена на выработку и культивирование в особенности срочно завершающихся «фазных» рефлексов, т. е. более или менее быстро заканчивающихся периодов срочной работы и ответ на беспрестанно обновляющиеся задачи текущей среды.

#### ЛЕКЦИЯ XVIII

### СОПОСТАВЛЕНИЕ РЕФЛЕКТОРНЫХ СИСТЕМ МОЗЖЕЧКА И БОЛЬШОГО МОЗГА

Связь между церебральной и церебеллярной системами. Стояния зрения сегментарной физиологии схема сопоставления церебеллярной и церебральной систем, по Шеррингтону, может быть наложена еще следующим образом. Церебеллярная система на уровнях спинальных сегментов представлена местными проприоцептивными рефлексам и рефлекторными дугами, увеличиваясь в головных сегментах рецепторами вестибулярного лабиринта, по показаниям которых контролируется и интегрируется рефлекторная иннервация текущих положений и поз тела в пространстве. Церебральная система на уровнях спинальных сегментов представлена местными экстероцептивными рефлексам на раздражение кожных покровов (осязание, температура, боль), увеличиваясь в головных сегментах великими предупредительными рецепторами на расстоянии (*distance receptors*) зрения и слуха по показаниям которых контролируется и интегрируется текущая иннервация рефлекторных действий, как срочных работ, направленных на срочные результаты.

Отсюда становятся для нас понятными формулы Шеррингтона, которые были даны им в качестве физиологических определений для мозжечка и для большого мозга.

м о з ж е ч о к есть головной и главный ганглий для проприоцептивных тонических рефлексов, обслуживающих позы и положения тела под контролем вестибулярного лабиринта,

б о л ь ш о й м о з г есть головной и главный ганглий для экстероцептивных фазных рефлексов, обслуживающих работы органами в его орде под контролем рецепторов на расстоянии (рис. 26).

Для нас эта схема должна напоминать огромное количество фактов и преобладающее влияние большого мозга и мозжечка. У нас слишком много данных, чтобы различать эти две системы, но в то же время не надо их обособлять принципиально, как это мы видели на попытках обособить «тетанические моторные единицы» от «тонических моторных единиц».

Надо помнить, что ни одна из этих систем не может действовать обособленно от другой. Чтобы показать эту взаимосвязь, дополняем схему пунктирными стрелками между *cerebrum* и *cerebellum*.

Нужно все время иметь в виду, что работа высших органов чувств, работа коры, возможна лишь при непрерывной параллельной работе мозжечковой системы. Чтобы обеспечить нормальную экстероцепцию, нужно иметь высоко развитую проприоцепцию; уметь устойчиво удержи-

вать позу, несмотря на быстро изменяющиеся условия в среде и внутри организма, бдительное отсутствие адаптации в проприорецепторах является филогенетическим достижением. Именно оно обеспечивает высшему животному культуру фазных рефлексов со срочными тетаническими работами. Нам, пока мы здоровы, легко и незаметно для нас удается непрерывное поддержание полого тонуса, мы не замечаем напряженную активность cerebellarной системы, когда неподвижно стоим на месте. Однако вся наша обычная деятельность покоится на ней и ее предполагает. «Только когда животное научилось молчать, оно научилось и думать». Все это обеспечено теми нормальными нервными реакциями, которые обуславливают состояние видимого покоя, тающего за собою огромную непрерывную деятельность проприоцепции.

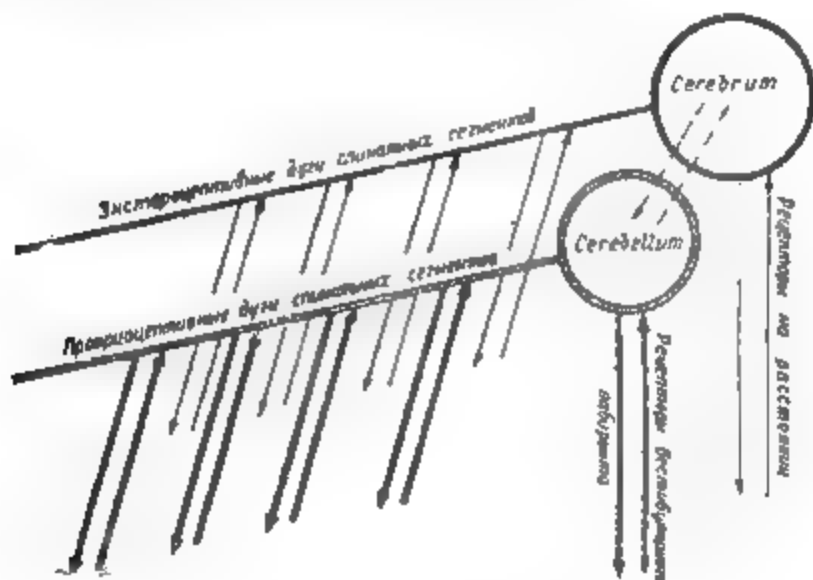


Рис. 26. Объяснение в тексте.

Британский невролог и знаменитый врач Джексон, пожалуй, первый подчеркнул эту связь мозжечковой и церебральной систем, изучая явления спастического паралича.

«Я считаю, — писал он еще в 1878 г. — что ригидность является выражением ничем не уравновешенных влияний с мозжечка. Большой мозг иннервирует мышцы в сторону рабочих эффектов, начиная с движений более произвольного значения (конечности) и кончая движениями более автоматического значения (туловище, тогда как мозжечок иннервирует мышцы в смысле удержания постоянной степени ригидности. Это равнозначно утверждению, что мозжечок есть центр для непрерывных движений (*continuous movements*) тогда как большой мозг есть центр для переменных движений (*changing movements*). Так, в акте ходьбы мозжечок обслуживает устойчивость всей мускулатуры; переменные же движения в том же акте происходят от церебральных импульсов, которые закономерно приходят в непрерывный до этого поток мозжечковых влияний. В тех случаях, когда влияния большого мозга стационарно исключены заболеванием . . . мозжечковые влияния выступают . . . ничем не

уравновешенные . . В здоровом состоянии совокупная мускулатура тела имеет двойную иннервацию с большого мозга и с мозжечка. Она является полем для антагонистической кооперации этих двух великих центров.

Со временем выяснилось в самом деле, что нормальная деятельность нервной системы включает в себя достойное уравнивание аффектов церебральной системы (связанных с внешними рецепторами и преимущественно с быстрыми тетаническими реакциями в механизмах сгибания и приведения) аффектами церебеллярной системы (связанными с proprioцепторами и преимущественно с тоническими иннервациями типа разгибания и отведения).

Если первая из них выпадает, другая, лишаясь этой компенсации, дает явления опастического паралича, скрывающего в себе активный спазм мышц.

В 1914 г. Барали показал, что, если повреждена или заболела правая половина мозжечка, или временно выпал справа лабиринтный сигнализация, у человека на правой же половине тела появляется наклонность к длительному разгибанию и отведению конечностей вперед и вправо, повелительный «фельдмаршальский жест», симптом «Vorbeizeigen».

Гольдштейн уловил причину этого влияния повреждений мозжечка в выступлении на сцену более древних реакций мозгового ствола. Во всех случаях, когда стволовая часть центральной нервной системы освобождается из под контролирующих влияний мозжечка, она возвращается к тем типам реакции, которые в ней заложены древней филогенетической наследственностью: длительные спазматические разгибание и отведение конечности, соответствующее человеческому «Vorbeizeigen», является элементом децеребрационной ригидности и рефлекторной позы стойки четвероногого.

Мозжечковые симптомы Барали в интерпретации Гольдштейна показывают нам, что, чем больше выпадает работа высших центров, тем больше выступает древняя низшая работа мозгового ствола, свойственная всему зоологическому миру. Реакции животного скрываются у каждого из нас.

Высшие центры предполагают активность низших центров, чтобы использовать ее для своей работы, в то же время они контролируют работу низших центров. Мозжечок сам по себе является регулятором, контролирующим тормозителем стволовой части мозга. Потеряв эту утку древние реакции мозгового ствола выступают во всей своей настойчивой слепоте и полноте.

Рядом чего мозжечок тормозит и перестраивает реакции мозгового ствола?

От лобных частей коры большого мозга идет путь к Варолиеву мосту, от Варолиева моста восходит путь к мозжечку. Значит, кора мозга, увязываясь с мозжечком, через его посредство руководит полой, чтобы, пользуясь ею, как фоном, писать на нем детальную картину текущего рабочего поведения. Важно понять, что этот фон — покой организма — является особым видом нервной активности, о д е р а т и в н ы м п о к о е м.

Вместе с тем мы приходим постепенно, силою вещей, к существенно новой концепции касательно соотношений между мозжечком и большим мозгом. Это уже не антагонисты, противостоящие друг другу, но интимные сотрудники в деле оформления текущего поведения организма перед лицом все новых и новых задач во всегда новой среде. Кора большого мозга через посредство мозжечка подчиняет себе мозговой ствол и в своих интересах направляет течение психо-тонических реакций. Надо помнить, что, кроме путей через мозжечок, кора большого мозга у высших млеко-



питающих имеет и непосредственный путь к красному ядру среднего мозга, овладевая через его посредство аппаратами лабиринтных и шейных рефлексов

Толстые нейронасы пирамидальной системы соединяют пирамидальные клетки коры большого мозга с любым двигательным прибором спинного мозга по короткому прямому направлению, пирамидальные пути не заходят в подкорковые центры, т. е. не имеют промежуточных ганглиев и сигналов. Толщина путей и их спрямленность обеспечивают наибольшую скорость сигнализации. Поэтому сигналы с коры, направленные по пирамидальной системе, будут обгонять и перекрывать ту сигнализацию, которая осуществляется через многозвенные нервные цепи экстрапирамидальной системы, и в мотонейронах при столкновении импульсов будут иметь преимущество те импульсы с коры, которые направлены по пирамидальной системе. Эти отношения вновь напоминают и подтверждают нам физиологическое значение принципа «общего пути». Пирамидальная система представляет собою главные выходные, эфферентные пути коры большого мозга. Это — система спрямленных путей от коры к сегментарным мотонейронам, впервые появляется она в связи с развитием высших рецепторов на расстоянии — предупредительной рецепция зрения и слуха.

Двигая экстрапирамидальная система у высших животных обслуживает главным образом психо-тоническую иннервацию, мозжечок опирается на работу экстрапирамидальной системы, которая состоит из многих промежуточных звеньев, построенных из сравнительно коротких нейронов.

Противопоставление и связь экстрапирамидальных и пирамидальных путей совпадают со схемой Шеррингтона. Пока пирамидальной системы нет — все реакции осуществляются через экстрапирамидальную систему. С появлением пирамидальных путей обслуживание быстрых и срочных реакций переходит преимущественно к ним. Они подчинены в особенности органам высшей рецепции, системе предупредительной рецепции на расстоянии, с развитием которой так тесно связано развитие коры большого мозга.

К изучению высших рецепторов мы и подойдем в следующем разделе курса.

## ЛЕКЦИЯ XIX

### РЕЦЕПЦИИ КОНТАКТНАЯ И РЕЦЕПЦИЯ НА РАССТОЯНИИ

Прежде чем изучать «*distance receptors*» — «рецепторы на расстоянии» или предупредительную рецепцию, мы обобщим и дополним сведения о контактной рецепции.

Наиболее ярким представителем контактной рецепции является кожная чувствительность. Вспомним ведущий опыт Горьчака. С его помощью мы разложили нашу кожную рецепцию на 4 модуса

1) **Безболевую тактильную чувствительность**, которая способна очень быстро адаптироваться, т. е. сводить на нет восприятие текущего раздражителя, оказавшегося монотонным. Так, падец, погруженный в ртуть очень скоро прекратит восприятие равномерного давления ртути и будет ощущать только «кантину», границу поверхности раздела ртути с воздухом, так как относительное смещение и деформация элементов кожи (играющие существенную роль в тактильной рецепции) будут давать себя знать длительно только здесь

Температурную, также довольно быстро адаптирующуюся чувствительность, в которой надо отдельно рассматривать

- 2) **холодовую чувствительность** и
- 3) **тепловую чувствительность**, наконец,

4) болевую чувствительность; она также в большой мере осуществляется через кожу, однако мы знаем ее и в области interoцепции в виде болезненных восприятий от внутренних органов. Указывались специальные нервы для проведения боли. Считается что примером такого чисто болевого нерва является *splanchnicus*; от внутренностей, как дуали, может доходить только боль, никакие другие ощущения не доходят. Без сомнения болевые ощущения как и все прочие ощущения, могут возникать лишь при наличии коры большого мозга, работа же внутренностей и деятельность *splanchnici* не прекращается и у децеребрированных животных, значит, вся нормальная деятельность *n. splanchnici* проходит при импульсах более слабых, чем пороговые болевые импульсы, при достижении же порога боли мы имеем дело с сигнализацией о начинающихся аномалиях во внутренностях или в самом *n. splanchnicus*. Болевая чувствительность не оказывает адаптации.

Безболезненную — тактильную рецепцию приходится сближать по преимуществу с той формой восприятия, которую мы привыкли называть осязанием. Осязанию же мы приписываем с достаточными практическими основаниями значение наиболее тонкого, точного и достоверного

осведомителя об окружающих нас вещах. В отношении точности осведомления рядом с осязанием мы привыкли на практике сопоставлять только зрение. Недаром в быденном, да и в философском языке принято говорить об «осведомительной наглядности», как привычке ясного и точного понимания вещей. Опыт Горвица дает нам возможность оценить бесспорные особенности тактильной рецепции, связанные с высокой



Рис 17 Схема аппарата боковой линии у рыбы

лабильностью ее аппаратов и проводников, со сниженностью ее порогов, с крайней малостью порогов различения в пространстве и во времени. Уже в самые первые, ничтожно краткие моменты соприкосновения с поверхностью печи, пока не дает себя заметить ощущение тепла и, тем более, ощущение боли от ожога, рука уже успевает собрать множество точных показаний относительно формы поверхности, с которой вошла в соприкосновение, ее шероховатости или гладкости, ее кривизны в определенных направлениях и т. д. Очевидно, что рецепция здесь всегда множественна, ибо возникает на сопоставлении одновременных и последовательных данных с целой группой точек. Иначе, как можно воспринять и оценить кривизну?

Тактильная рецепция развита в особенности в дистальных, наиболее центробежно выдвинутых частях тела и их покровах: в концах пальцев, на конце языка, на конце хобота у слона, на хвосте крысы, на концах крыльев летучей мыши.

У человека и приматов тактильная рецепция связана с так наз. Мейснеровыми тельцами кожи, у других животных с тельцами Пачини и Меркеля. Температурная рецепция связана, повидному, с тельцами Краузе и Руффини. Наконец, болевая рецепция — с нервными ветвями, свободно заканчивающимися в коже без специальных гистологических образований на конце.

Орган боковой линии. Помимо четырех модусов кожной рецепции, рассмотрим еще один важный вид контактной рецепции, который встречается у большинства водных форм позвоночных животных

К кожной рецепции относится также орган боковой линии, имеющий большое значение у рыб и амфибий. Схема расположения левой боковой линии у одного вида акулы представлена на рис. 27.

Рецептивное поле ее боковой линии составляет полосу вокруг глаза, ротовой щели и вдоль тела, это вдавленный в поверхность тела желобок с ответвленными, выстланный эпителием с нервными клетками.

У более высших форм этот желобок начинает превращаться в замыкающуюся трубку. Вся система билатерально симметрична.

Роль боковой линии достаточно выяснена. Опираясь на ее показания, рыба удерживает симметричную установку тела по отношению к жидкой среде, струящейся под влиянием своего течения навстречу животному, или под влиянием быстрой локомоции самой рыбы. Мы знаем наклонность рыб устанавливаться в покоем состоянии навстречу течению воды. Кроме того боковая линия ориентирует, повидимому, в меняющихся условиях давления.

Какие нервы обслуживают боковую линию?

Прежде всего тидевой нерв (*n. facialis*). У высших животных лицевой нерв является и исключительно двигательным. Спрашивали, куда девался парный ему сенсорный нерв? По близости расположения ядер в продолговатом мозгу считали, что парным сенсорным нервом для двигательного нерва лицевого является акустикус. Обнаружив, что у рыб фациалис боковой линии является чувствующим нервом, нашли, куда пропал у высших парный двигательному фациалису нерв: он утратился вместе с утратой жабер, так как у рыб жаберы иннервируются тоже фациалисом; и с утратой боковой линии. Кроме фациалиса, боковая линия обслуживается и рядом других нервов. Для средней части ее чувствующим нервом является глоссофарингеус, каудальная часть боковой линии иннервируется вагусом.

Орган боковой линии является экстероцептором, ориентирующим положение (позу) рыбы в жидкой среде.

В каком отношении боковой линии с высшими центрами? В 1924 г. американский исследователь в области сравнительной физиологии Геррик показал, что у рыб система вестибулярного лабиринта, связанная с мозжечком, имеет теснейшую уявку с экстероцепцией и, в частности, с системой боковой линии. В совокупности эта рецептивная группа приборов характеризует собою «палеорецепцию» древних водных позвоночных. Благодаря тесной уявке с отолитовыми органами, рыба приобретает возможность ориентировать тело не только билатерально симметрично, но и спинной вверх.

Удаление отолитовых органов у рыбы изменяет позу опереттивного покая животное поддерживает ее теперь безразлично теменем и вверх и вниз (вверх брюхом). Если такую рыбу без отолитов и плавающую вверх брюхом не сохранившую архинте, внезапно осветить, она как бы «спохватывается» и быстро превращается в нормальное положение. Утратив опору на отолиты рыба способна еще корректировать свое положение по зрительным признакам. Таким образом, зрительный аппарат у рыб может влиять на позу, может управлять ею, пока сохранен мозжечок или ему эквивалентные центры. Таким образом, при «палеорецепции» мозжечок оказывается связанным с экстероцепцией. С переходом к «неорецепции» плавающих форм позная иннервация переносит свою ориентировку с экстероцепции боковой линии на мышечную пропорцию.

В соответствии с этим в филогенетическом развитии органов чувств мы, вслед за Герриком, можем различать

1) палеорецепцию, где вестибулярный аппарат и мозжечок основным образом улавливаются с экстероцепцией (в частности с боковой линией);

2) неоредцепцию, где эти приборы в связи с переходом к наземной жизни и утратой боковой линии, улаживаются уже с вновь приобретаемым аппаратом проприоцепции.

Отметим наличие очень массивного мозжечка у многих рыб, в частности у акул, авторы составляют это с исключительно тонкой ориентировкой этих форм в водном пространстве тонким разнообразием поведения в своем жизненном пространстве. Особенно ярко это явление массы мозжечка видно при сравнении рыб с наземными амфибиями. Малый диапазон подвижности последних как будто соответствует ничтожному развитию мозжечка. Что касается собственно боковой линии, то у водных амфибий боковая линия разворачивается сложнее, чем у рыб. У саламандры боковая линия окружает рот, подбородок, жаберные щели и продолжается тремя полосами (дорсальная, средняя и ventральная) по сторонам тела. В соответствии с развитием рецептивного поля совершенствуется и точность восприятия с боковой линией. Можно наблюдать, как тритон, лишенный всякой другой рецепции, кроме боковой линии, оказывается способным заметить очень деликатные раздражения с расстояния, например, легкие колебания вибратора, отставленного далеко от подсытного животного.

Таким образом, аппарат боковой линии в наиболее совершенной форме своей представляет ту особую категорию кожной чувствительности, которая на аппарата контактной рецепции постепенно превращается в аппарат рецепции на расстоянии. К гла делу идет с восприятием дальнего вибратора боковая линия из слуха вестибулярного лабиринта начинает перестраиваться в слуху собственно слух этого лабиринта.

К той же категории — переходящей от контактной к дистантной рецепции — относятся, например, совершенные тактильные приборы у некоторых воздушных форм животных, скажем, у летучих мышей. Голые части их тела — на летательной перепонке, на ушах и вокруг рта — снабжены многочисленными чувствительными волосками; корень каждого волоска охвачен кольцевым нервным образованием. Совершенство этих приборов было доказано в старых опытах в комнате, где были протянуты нити с матовыми колокольчиками, издававшими летучие мыши с закрытыми глазами. Быстро и уверенно зетая по комнате, мыши все же ни разу не задевали крыльями за нити. По видимому, их тактильный аппарат способен улавливать те ничтожные колебания воздуха, какие возникают вокруг эластически вибрирующих нитей. Этот аппарат справедливо может быть назван переходной формой к рецепторам на расстоянии. Рецептор на расстоянии — это рецептор способный различить и воспринять в среде источник раздражения, хотя бы и далекий от непосредственного контакта с животным.

**Рецепция растворов.** В широком смысле химическая чувствительность включает в себя столь качественно различные рецепции, как кислотная рецепция цокровых лягушки, жук и обоняние различных животных. Все эти рецепции имеют то общее, что являются рецепциями растворенного состояния веществ — химические вещества, попав на специальные чувствительные клетки слизистых оболочек, действуют на их нервные элементы только по мере своего растворения. Физиологически необходимо различать по конечному эффекту и по характеру химического раздражения группу чисто защитных спинальных рефлексов на химическое раздражение кожи вроде известных всем рефлексов Тюркена; затем группу очень специальных рефлексов вкусового характера в ответ на раздражение определенными материалами пищевого значения определенных же рецептивных полей и гистологических приборов. Наконец, в качестве исключительно деликатного химического рецептора на расстоянии

обращает на себя внимание обоняние. Рассмотрим взаимоотношения между аппаратами различной химической рецепции.

**Химическая чувствительность кожи и вкуса.** Мы уже знаем пять модусов кожной чувствительности, спинальная химическая рецепция является шестой ее разновидностью.

Примером спинальной химической рецепции может служить та чувствительность кожи, которая дает известные нам защитные рефлексы. Тюрка, тонко чувствующая количественно от концентрации кислоты. Личушка сбрывает лачку с кожи бумажку, смоченную слабым раствором минеральной или лоты или выдерживает лачку во растворе тем скорее, чем крепче раствор. Вполне аналогичные защитные рефлексы удаления раздражителя или удаления от раздражителя. Паркер мог установить на рыбах. Так же как и у лягушки эти защитные рефлексы на химические раздражения кожи прекращаются если перерезать задние корешки спинного мозга. Очевидно это типичная сегментарная чувствительность спинного мозга с соответствующими спинальными рефлексами и вполне односторонней охранительной лоты. Но кроме этих рефлексов, Паркер установил у золотой рыбки также у некоторых сомых и карповых рыб существенно другой тип рефлекса в ответ на поднесенный к боку животного струйки мясного сока, или кусочка паты пропитанной мясным соком. Это будет рефлекс уже не удаления раздражителя, но сближения с раздражителем. При ближайшем изучении оказалось, что этого рода рефлексы связаны с присутствием в коже таких рыб чувствительных элементов, очень похожих на вкусовые тучевидки. Оказалось далее что иннервирует я они лицевым нервом после перерезки лицевого нерва они перерождаются. Как видим лицевой нерв страшил еще у рыб свои эфферентные функции тогда как у млекопитающих мы делаем его в качестве чисто двигательного проводника. При этом у названных рыб лицевой нерв несет на себе вкусовую рецепцию, поле которой может простераться по покровам тела почти до хвоста.

Таким образом, в фалогенезе после вкусовой рецепции постепенно сужается. Занимая вначале большую поверхность покровов тела далеко за пределами рта оно сводится впоследствии лишь к ограниченным поверхностям во рту. Так сужается оно и в онтогенезе, у младенца вкусовые восприятия получаются со значительно большей площади, у него в рецепции вкуса участвуют губы тогда как большая часть тела. Если у названных рыб перерезать лицевые нервы пострадают спинальные корешки, известные защитные рефлексы сохраняются, а вкусовые рефлексы сближения с раздражителем исчезают.

**Обоняние.** Помимо сегментарно-кислотной и вкусовой чувствительности Паркер мог различать у млекопитающих и специально обонятельную рецепцию сопровождающуюся чисто агрессивными рефлексами нападения на раздражители и преследования его. Если у рыбок сохранены обонятельные нервы и *lobi olfactorii* в мозгу, они атакуют кусочек мяса или отрезок червя, брошенные в бассейн хотя бы эти пищевые прикормки были замаскированы полотновыми мешочками. Это третий вполне самостоятельный аппарат химической рецепции и на этот раз это химическая рецепция на расстоянии со специальными рефлексами хорошо ориентированного нападения на предмет.

У некоторых рыб этот аппарат развит особенно высоко. Акулы имеют мощные обонятельные доли, хорошо известно, как упорно акулы преследуют корабль, чтобы дожить до его отбросов. Иксжуль показал, что ослепленная акула в несколько минут находит пищу, брошенную в бассейн в 15—20 м от нее. Недаром Эджингер характеризовал сам

большой мозг акулы, как ганглерфию обонятельных долей. Обоняние является для них главным рецептором на расстоянии. Ведущая ориентировка на расстоянии задается обонятельной системой, впрочем, еще у большинства и наземных форм.

О тонком механизме химической рецепции в периферических приборах почти ничего не известно. Замечательно, что температурный коэффициент для луса и обоняния равен приблизительно единице и, следовательно, не предполагает собственно химической реакции в рецепторе. Тонкость химической рецепции и мощность стимулирующего ее действия на центры могут достигать очень высокого уровня. Ничтожные слезы экстракта из морской звезды, опущенные в воду побуждают пектена бежать в сторону. Зрение такой реакции не производит. Пектен узнает своего врага на расстоянии по обонятельным сигналам, но не по оптическому облику.

В превосходной книге Фабра «Энтомологические воспоминания» мы встречаем поразительные примеры химической рецепции у наземных, и особенно у бабочек. В местности, где бабочка *Lasiocampa quercus* является довольно редкою формою, можно видеть, как летит до 60 сантиметров этого вида в день у окна той комнаты, где выпущена самка. Если самка будет покрыта котлаком и тарелка, на которой она сидела, унесена вглубь комнаты, самцы пролетают мимо котлака и тарелки, где остались следы самки. Майер в 1941 г. проверял эти наблюдения Фабра таким образом. Несколько самцов бабочки *Collosia prunella* были перенесены на остров, где этого вида никогда не бывало и размещены на разных расстояниях от места, где выпущена самка. Все самцы, находившиеся на расстоянии 100 футов с подветренной стороны от места появления самки тотчас же ее появлением устремлялись в ее сторону. Кэпел в 1907 г. показал, что реакция этого рода совершенно иллюзорна, если у самки удалены железы в задней части тела или если у самца обонятельные нити.

Описанную химическую рецепцию насекомых не можешь иначе как обоняние. Но спрашивается, является ли обонянием описанная у водных форм химическая чувствительность на расстоянии? В связи с этим разберем абстрактное рассуждение Негеля об отсутствии обоняния у водных форм.

Негель логически — безупречно с формальной стороны — доказывал, что у водных обитателей вообще нельзя говорить об обонянии, ибо там рецепция может быть только в отношении растворов, а растворы рецепируются одинаково и слизистыми оболочками и покровами. Однако мы с вами видели из прекрасных данных Паркера, что и по проводящим путям и по центральному субстрату и по конечному типу реакции приходится отчетливо различать не менее трех отдельных аппаратов химической рецепции рыб. Раздражая раствором серной кислоты покровы рыбы, мы получаем защитные рефлексы, подобные тигричьему кислотному рефлексу Тюрка. Нет сомнения, что это спинномозговые рефлексы. Сверх них Паркер отмечает особую вкусовую рецепцию покровов рыбы. Реакция здесь уже не защитная, это рефлексы сближения с раздражителем. Рыбы сближались со струйкой мясного экстракта или с ваткой, смоченной им. Поле этой рецепции, как мы говорили, разбросано по поверхности тела и иннервируется уже не спинными корешками, но с фациалиса, значит, это рефлексы — уже не спинномозговые, а связанные с продолговатым мозгом, хотя конечные рецепторы размещены по всей поверхности. Кроме этих рецепций стало очевидно наличие и обонятельной рецепции у рыб. В разные места аквариума были опущены полотняные мешочки. Все мешочки были с виду одинаковы, но рыбы с расстояния безошибочно направлялись избирательно к мешочкам с червями,

отличая их от пустых. С удалением ольфакторной системы избирательная реакция утрачивалась.

Позднее Олмстед показал, что зрение, вообще бесполезное у водных форм, даже еще мешает чистоте опыта. Паркери на рыбах, исследуемая рыба гораздо решительнее идет на мешочки с пищей, так как руководствуется уже только ольфакторной реакцией. Зрительная ориентировка тормозит и замедляет обязательные реакции, ибо рыба в ее присутствии оказывает и комбинаторные. Рыба, алкая запахом, с помощью глаз разбирается нет ли подвоха. Без зрения ольфакторные реакции осуществляются более однозначно.

Таким образом утверждение Негеля, абстрактно бесспорное, по поводу вкуса и обоняния — все это рецепции на растворы, по существу и практически совершенно несостоятельно по поводу дифференцировки химической рецепции на вкусовую и обонятельную. Дикаша с очевидностью и по морфологическим и по физиологическим признакам. При этом на обонятельную рецепцию ложится по преимуществу роль ведущего фактора в поведении рыб и многих других водных и наземных форм. Ведущие рефлексивные влечения этих форм стимулируются и по преимуществу обонятельными сигналами с расстояния. Влечения эти подчиняют себе течение рефлексивных влечений сегментов на местные раздражения. Что же касается высших рецепторов зрения и слуха, то у рыб они играют преимущественно роль ориентиров по отношению к ведущему влечению, начатому и поддерживаемому обонянием.

На основе разбраних рецепций у рыб могут образовываться условные рефлексы в смысле Н. П. Павлова. Это показывают опыты Штрикка в 1924 г. на гальянах. Вначале рыба (срывается на мешочки с чистым мясом и с мясом горьким (пропитанным хинином), но первое она глотает, второе — выплевывает. В следующие дни опытов когда все мясо дается только горькое, рыбки волей неволей начинают глотать горькое. Это значит, что голод и обязательное влечение сдерживают верх над вкусовым отрицательным рефлексом вещества, отвергнутые контактный вкусовой и рефлекс, начинают приниматься. Затем таким рыбкам, дрессированным в течение 3-4 недель на горькое, дается кусочек ваты, пропитанный соевым сладким, кислым, горьким. Рыбки берут только горькие ватки. Выработалась условная связь и теперь, если у них удален передний сегмент головного мозга вместе с *lobi a laterali*, или даже весь передний мозг, то условная связь сохраняется. Утрачена совершенно агрессивная реакция на обоняние, рыбки продолжают выбирать их старой памяти горькое, если оно дается не на расстоянии, а непосредственно.

Таким образом вкусовая рецепция рыб является контролем при непосредственном соприкосновении, но она перекрывается обонятельной системой и подчиняется последней.

В опытах Штрикка можно было убедиться, что рыба различает своей вкусовой рецепцией те же четыре качества, что и человек: горькое, кислое, соевое и сладкое.

Что касается обоняния, то у человека психологическая литература отмечает его отличительную черту в том, что нет возможности охарактеризовать его конечным числом доступных качественных различений, как это возможно было сделать для четырех качеств вкусового различения. Для обонятельных различений отмечается их непредметность и, соответственно, столь же неопределенно большое разнообразие возможных дифференцировок, как неопределенно велико разнообразие различаемых нами предметов. Мы говорим пакет мясом, сыром, плесенью, шотом, гарью, мышами, коротышкой и т. д. и т. д. Дело идет, очевидно,

об аппарате, направленном на различение именно предметов, а не отдельных ощущений. Подобно тому и животное судя по его реакциям на обонятельную рецепцию, имеет в ней разнообразнейшие химические сигнализации о приближении или удалении предметов, способных вызывать биологически мотивированное влечение, положительное или отрицательное.

Что касается относительных порогов возбудимости химических рецепторов, о них можно судить по следующим цифрам. Для получения кислотных рефлексов Тюрка на лягушке и рыбе пороговая концентрация серной кислоты 0.05 моля на 1 л воды. Для вкусового восприятия от той же кислоты в языке человека 0.000004 моля на 1 л воды. Для обонятельного восприятия пороговые количества вещества серный эфир 0.0005—0.005 мг на 1 л воздуха; тринитро-бутилалкоголь 0.00001—0.000005 мг на 1 л воздуха, меркаптан  $\frac{1}{13\ 000\ 000}$  мг на 1 л воздуха.

## ЛЕНЦИЯ XX

### ГОЛОВНЫЕ СЕГМЕНТЫ МОЗГОВОГО СТОЛА

В прошлый раз мы разбирали одного из представителей того класса рецепторов высшего порядка, которые являются рецепторами и на расстоянии. Как правило рецепторы на расстоянии приурочены к передним головным сегментам тела и направлены на рецепцию источника раздражений более или менее удаленного до непосредственного контакта с ним. Не так лихачи довольно понятно, почему именно в головных сегментах должны были культивироваться такие аппараты предупредительной рецепции на расстоянии. Тело животного движется по преимуществу в сторону головного конца. Головным сегментам приходится в первую очередь встречать и испытывать на себе физиологическое значение тех новых и новых условий и предметов среды, которые лежат на пути и в сторону которых тело увлекается «слепую» рефлекторную работу нижних сегментов, стимулирующихся на местах текущим контактом с тем, что под ногами. Вспомните образцовое сегментарное животное, вроде сороченьки. При отсутствии головных сегментов его тело передается настоящей локомоции с превосходно координированной ритмичной конечностей локомоции эта заносит наш обезглавленный препарат безразлично во все те обстановки и условия, которые оказываются на пути, хотя бы они были непосредственно губительны для животного. Ответственное передовое положение головных сегментов выражается в том, что в их распоряжении, в о-п-е-р-ы-х, есть ганглиозные аппараты, способные срочно прерывать или перестраивать текущую локомоцию и рефлекторную работу всех прочих сегментов, а в о-в-т-с-р-ы-х, в них есть рецепторы, способные отметить приближение к источникам раздражения еще до непосредственного контакта с ними по ничтожно малым следам соответствующего раздражения. Можно было бы ожидать заранее, что такие рецепторы в головных сегментах должны обладать очень низкими порогами, т. е. начинать возбуждение по поводу уже ничтожно малых количеств раздражения. Для обонятельного рецептора мы и видели, что уже ничтожные следы веществ выделяемых железами самки, отмечаются тентакулами самца с тем, чтобы определять затем с высокой точностью поведение последнего. Подобно тому пороговые количества энергии, требующиеся для стимуляции органа слуха, соответствуют по порядку величины  $1 \cdot 10^{10}$  эрга, для зрения  $1 \cdot 10^{12}$  эрга, в то время как минимальное количество энергии, требующееся для возбуждения обонятельного нерва электрическим током, достигает  $1 \cdot 10^{-6}$  эрга. Вспомним при этом, что нерв обладает со своей стороны значительно большей возбудимостью по отношению к непо-



средственно приложенному электрическому току, чем мышцы, железы и другие органы, пускающиеся в действие через посредство нерва. Поэтому мы можем сказать так. Если нервы являются теми воротами, через посредство которых возбуждения в мышцах и железах, то рецепторы и, более всего, рецепторы на расстоянии являются теми органами, через посредство которых уже ничтожные по величине раздражения могут служить мощными определяющими для поведения животного в целом.

Когда мы говорим о рецепции на расстоянии и о реакциях на расстоянии, мы имеем в виду расстояние, во первых, в пространстве — от реагирующего животного до источника раздражения и, во вторых, во времени, как срок, в течение которого реакция начата на расстоянии, доводится до контакта животного с раздражителем или, напротив, до совершенного удаления из сферы влияния раздражителя. Если реакция, начатая на расстоянии в виде сближения животного с источником раздражения, доводится до контакта с последним, то в момент контакта вступают в силу уже контактный рецептор и соответствующий ему местный рефлекс. Этот последний может служить или подкреплением и завершением реакции, начатой с расстояния (например, когда рыба хватается и проглатывает кусочек пищи, на который была направлена ее доминирующая по объятию и который оказывается подходящим на вкус, или он может повести к действенной проглатыванию (например, когда рыба выплевывает съеденный было кусочек, но оказавшийся отвергаемым на вкус). Контактный рефлекс на вкус этой рецептор оказывает и у рыбы на положении корректора для рефлекса на расстоянии, начатого с обонятельного рецептора. В данном случае у рыбы доминирующим рефлексом является именно обонятельный, им обеспечивается ведущее влечение животного к предмету в его среде, а вкусовой рефлекс возникает уже вторично, по поводу обонятельного, и служит и на пол жонки коррекции к нему. У рыбы, с ее близорукой остротой, и зрительные рефлексы сказываются на положении проглатывания коррективы доминирующим обонятельным реакцией. Вспомним, что в попытках приближения и привлечением медюлькам с мясом и рывальной рыба действует значительно медленнее и космическим, чем рыба, предварительно ослепленная. Однако, взаимоотношения между рецептивными системами в животном царстве многократно и разнообразно перестраиваются. С выходом к водному образу жизни выходя с двояким мышлением рыб и выше, животные переключают доминирующую ориентировку все более на зрение. У хищных птиц зрительный аппарат среди рецепторов на расстоянии решительно преобладает.

Мы можем условно называть те рецепции и реакции на расстоянии, которыми заведет ведущие направления в поведении животного, рефлекторными в т е ч е н и я и к, тогда как рецепции и реакции, по которым вносятся вторичные модификации в ведущее влечение, рефлекторными к о р р е к ц и я м и. Как мы видели, аппараты, на которых развиваются влечения и аппараты, которыми обеспечиваются коррекции, могут обмениваться ролями. Если у акулы зрение лишь корректирует обонятельное влечение, когда животное находится уже более или менее близко к цели, то у орда отношения между зрительной и обонятельной реакцией обратное.

У человека обмен ролями между аппаратами влечения и аппаратами коррекции может совершаться относительно очень быстро, очень подвижно и быстро могут сменяться те переменные стимулы, которые выступают

вперед для предварительного распознавания предстоящей среды. Практически дело идет о достаточно быстром распознавании ближайшего и контактного значения для тех, на первый взгляд индифферентных, сигналов издали, которые приносятся оптикой или акустикой. Дело идет о задаче достаточно своевременного предотвращения вероятных последствий от контактного соприкосновения с тем, что воспринимается на расстоянии то как оптический образ «волка», то, на еще большем расстоянии, как акустический образ «волчий вой». Ближайший и контактный смысл дальних рецепций на расстоянии приобретает, конечно, лишь из опыта. Чтобы убедительно знать конкретный смысл дальнего сигнала о приближении волка, лучше всего, конечно, испытать в непосредственном опыте контактное соприкосновение с последним. Менее наглядно и менее достоверно (но более безопасно) будет осведомление окольным путем из предупреждений со стороны других испытанных, что такое волк.

Из столкновения между рефлекторными влечениями и рефлекторными коррекциями складается и расширяется опыт животного. Поскольку над унаследованными или безупречными рефлексам в смысле Н. П. Павлова, будут наслаиваться и закрепляться новообразующиеся рефлекторные навыки, или «условные рефлексы», в смысле Н. П. Павлова. Если верно, что во взрослый период жизни животного ганглиозные клетки не могут делиться и размножаться, то вновь приобретаемые условные рефлексы выражают собой выработку все расширяющегося числа сенсорных поводов для рефлекторного применения достаточного числа моторных. Задача формулируется так: как обаяться при помощи конечного данного количества исполнительных аппаратов в непереставно обобщающей и безгранично изменчивой среде? Дело идет о все новом и новом расширении раstra в Шеррингтонской парадигме, причем с закреплением каждого нового сенсорного повода будут вноситься все новые и новые потребности координации в скелетных исполнительных путях. Новообразование рефлексов и появление условных рефлексов связаны с работой аппаратов рецепции на расстоянии, т. е. с головными сегментами по преимуществу. Поэтому у четвероногих высших млекопитающих они становятся невозможными при отсутствии коры полушарий большого мозга. У животных, не имеющих коры полушарий, новообразование рефлексов осуществляется дальнейшими приборами переднего, промежуточного и среднего мозга. Рефлексы, новообразованные в качестве рефлекторных коррекций по поводу реакций влечения на расстоянии, могут затем сохраняться в приборах мозгового ствола и тогда, когда передние части мозга с ведущим рецептором на расстоянии будут удалены. Вспомним, как в опытах Штрккиа рыбки вынужденные голодом брать горькие (пропитанные хинином) кусочки мяса и затем, в силу дрессировки, выбирающие только горькие кусочки из массы кусочков с различными вкусовыми качествами, продолжали этот выбор горьких кусочков и тогда, когда передний мозг и *lobi olfactorii* удалены.

Многократно употреблявшаяся временная связь между вкусовым прибором и глотательным прибором в мозговом стволе закрепляется и становится стационарной, несмотря на удаление аппарата для обонятельной рецепции и обонятельного влечения, по поводу которых предыдущая временная связь образовалась. Закрепившаяся временная связь, впрочем, менее прочна, чем связь врожденная. Что касается вопроса о том, как закрепляется новая связь и каков механизм этой связи, то общепризнанного однозначного ответа тут пока все еще нет.

По мысли Шеррингтона в головной мозг надо рассматривать как ганглиозную надстройку над системами рецепции на расстоянии. Мы

подошли вплотную к вопросу о том, как органы рецепции на расстоянии улавливаются между собою и с другими отделами нервной системы в головном мозгу и как они влияют на само развитие высших центров до коры мозга включительно. Сделаем самый краткий очерк филогенетического развития нервных ядер в развертывающемся мозгу в связи с изменениями в поведении животного.

Головные сегменты мозга. Сделаем самый краткий очерк филогенетического развития ганглиозных образований в головных сегментах мозга в связи с изменениями в поведении животного.

В недавнем прошлом было принято видеть в трех эмбриональных пузырях передней части медуллярной трубки зачатки переднего мозга, среднего мозга и заднего мозга. Таким образом полость переднего пузыря соответствовала бы 3-му желточку изростка мозга, полость второго пузыря превращалась бы в Сильвиев водопровод, а третий пузырь отвечал бы ромбовидной ямке продолжного мозга. По рядок возникновения отдельных ганглиозных образований головного мозга в названных пузырях подробно рассмотрим отношения между последними, а в назельской пометкатуре принят обозначать эмбриональные пузыри, как конечный мозг *Endhirn*, промежуточный мозг *Zwischenhirn* и средний мозг *Mittelhirn*, причем на первом из них и живет развитие паллиума и *striatum*, на второй — развитие *thalamus opt.* с идром *hypothalamus*, а на третий — развитие зачатка будущего четверохолмия, красного ядра и *substantia nigra*. След зачатка образования Сильвиева водопровода дойдет к полости третьего пузыря.

Аналогично всему прочему мозговому строению в головных сегментах мозга приборы с сенсорного значения закладываются в дорсальн. в полость, приборы с моторного значения — в вентральн. полость субстрате. Так *thalamus opt.* и зачатки четверохолмия закладываются дорсально, а *striatum*, *hypothalamus* и *nucleus ruber* с сенсорными центрами образующими закладываются вентрально. Эта последовательная цепь двигательных образований *striatum*, *hypothalamus* и *nucleus ruber* — составляет начало древнейшей двигательной системы, жизни так называемой экстрапирамидальной двигательной системы, для которой характерно отсутствие длинных и спрямленных путей от головного мозга и медуллярных и спинальных двигательных сегментов тогда как пирамидальная двигательная система, являющаяся органом управления сегментарными двигательными приборами со стороны коры головного мозга, характеризуется именно непосредственными сообщениями от головных ганглиев до станций назначения посредством длинных, спрямленных путей. Экстрапирамидальная двигательная система обслуживается короткими последовательными нервными сообщениями от сегмента к сегменту, для нее типичны также многозвенные связи, по необходимости более медленные в передаче сигналов и конечным станциям назначения, тогда как со включением в работу пирамидальной двигательной системы, сверх древней сложной и медленной системы сообщений, головной мозг приобретает возможность направлять быстрые и срочные сигнализации ко всем тем конечным станциям, до которых достигают аксоны пирамидальных клеток.

Сходно с тремя начальными издутьями мозга зародыша, мы находим три типичных отдела мозга (конечный, промежуточный и средний) у высших классов позвоночных.

Изобразим эти отделы для облегчения запоминания на крайне упрощенной схеме (рис. 28).

А) для рыб и Б) для земноводных — чтобы показать какие существенные перестройки произошли в мозгу в связи с переходом от водного

образа жизни к жизни в воздушной среде, т. е. в связи с основной перестройкой в характере рецепции и ориентировки в среде

Схема А показывает, что особенно характерным для мозга низших позвоночных, обитающих в водной среде (например, рыб), является следующее

1) «Паллиум», т. е. «плащ», «покрышка мозга» — будущая кора, еще не содержит нервных элементов, не имеет связей ни с рецепторами, ни с нервными ядрами

2) Нет коры — нет и развернутых *thalamus optici*, вместо зрительных бугров в верхней части межмозжечного мозга лежит лишь маленький *ganglion habenulae* (Любопытно, что человеческие уродцы, родившиеся без больших полушарий — ацефалики, тоже не имеют развернутого таламуса, но они все же имеют этот обонятельный таламус в виде *g. habenulae* и обнаруживают вместе с тем только обонятельную восприимчивость в области высшей рецепции)

3) Важнейшим двигательным ганглием является здесь *corpus striatum*. Это — самый передний из центральных приборов нервной системы,

а ventральные приборы по преимуществу двигательные. Значит, стриатум — самый древний высший двигательный регулятор животных. От него исходят пути экстрапирамидальной системы. Они проходят через несколько ганглиозных этапов головного мозга и продолжают к мотонейронам передних рогов спинного мозга.

Мы уже видели ранее, что одним из важных ганглиев экстрапирамидальной системы является красное ядро; над ним командуют субталамические центры и над ними командует стриатум. Таким образом, стриатум — высший регулятор

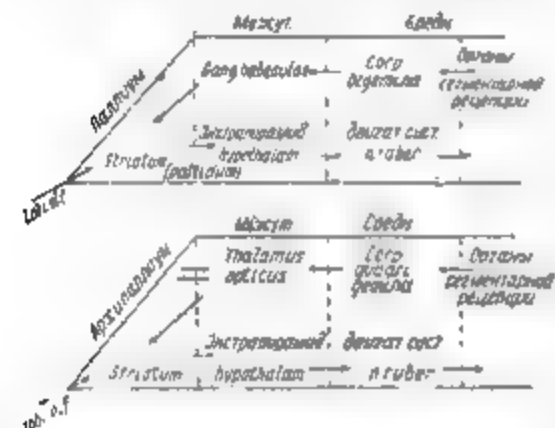


Рис. 28. Сравнительная схема расположения органов в головных сегментах мозгового ствола рыб (А) и земновозов (Б).

двигательной экстрапирамидальной системы, ему подчиняется и красное ядро со всею дальнейшею цепью двигательных приборов мозгового ствола.

4) Важнейшим рецептором на расстоянии у таких водных животных является обоняние. Обонятельный тракт связан как с *corpus striatum*, так и с обонятельным отделом *thalamus*, обоняние является здесь единственной системой рецепции, которая имеет свой высший ганглий в переднем мозгу, тогда как слух и зрение еще не связаны с передним мозгом, они обслуживаются пока лишь первичными ядрами в средних частях мозга. Еще нет четверохолмия (которое является и зрительным и слуховым ганглием), а есть лишь двухолмие *corpora bigemina*.

До появления таламуса хиазма зрительных нервов подходит к двухолмью, а первичное ядро слухового нерва лежит в продолговатом мозгу. Таким образом, управление слухом и зрением у таких животных осуществляется по преимуществу средним и продолговатым мозгом.

Указанным морфологическим отношениям соответствует поведение этих животных. Обоняние является ведущим рецептором на расстоянии у этих «обонятельных животных». Зрение и слух, находясь на примитив-

ной ступени развития и не имея «представительства» в переднем мозгу в биологии животного сдвинуты на положение корректирующих органов.

Относительные массы головного мозга в теле животных, отвечающих схеме А, будут от 0,02% (рыбы) до 0,08% (амфибии).

Первое высыпание нервных элементов в паллиумы наблюдается с выходом позвоночных и жизни в воздушной среде, когда рецепция на расстоянии, рядом с обонятельной, становится зрительной и акустической.

Морфологические отношения, близкие к схеме В, мы найдем у тех животных, поведение которых связано с жизнью в воздушной среде. Значение среды видно здесь выразительно. Но у всех *Sauropsida* мы находим в головном мозгу аналогичные качественные новшества по сравнению с низшими позвоночными.

1) Паллиум из простой покрывки превратился здесь в однослойный нервный «архипаллиум» т. е. в зачаток коры «головного мозга». Это так с того момента, как в паллиуме появились нервные клетки и одновременно началась дифференцировка боковых желудочков.

2) Обоняние, помимо старых связей увязывается и с лобной корой, архипаллиум мы можно считать еще «обонятельной корой». Но по мере того, как потребности жизни в воздушной среде привлекают к делу зрение и слух в возрастающей степени, кора становится станцией сопоставления акустико-зрительной рецепции с обонятельно-вкусовой. А вместе с тем обеспечивается обмен ролями между рецепторами, ведущими и корректирующими.

3) В соответствии с этими биологическими изменениями у *Sauropsida* происходит и морфологические изменения. В среднем мозгу — двуххолмье развивается в четверохолмье две передние холмы его обслуживают теперь зрительную, задние — слуховую рецепцию. Кроме того, эти рецепторы, ставшие высшими, увязались теперь с *thalami optici* промежуточного мозга (*Dienecephalon*). *Thalami optici* зрительные бугры или зрительные чертоги, как их называли прежде, собирают к себе восходящие сенсорные пути от всех, успевших развиться до этого рецепторных систем. Вместе с тем важно подчеркнуть, что таламус появляется только тогда, когда появляются и зачатки коры. И возникает он еще у двоякодышащих, т. е. с первыми попытками перехода к воздушной среде. Жизнь в воздушной среде резко меняет взаимоотношения между рецепторами, зрение и слух переходит в разряд ведущих рецепций, рецепторы меняются ролями, таламус становится постепенно коллектором для разнообразных дифферентных путей. *Ganglion habenulae* становится только частью *thalami*. Развившиеся зрительные бугры, мощные ганглии являются как бы преддверием перед входом в кору для всех сенсорных сигнализаций с тела. Таламус — это главный коллектор всех рецептивных приборов тела. Встарину ученые допускали существование некоторого *deloium totum* т. е. особого органа в теле, который служил бы общим чувствительным для всего тела. Если в самом деле есть такое общее чувствительное, то это именно *thalamus opticus*.

Таким образом наша схема подчеркивает, что с появлением архипаллиума появляется и таламус с которым первичная кора взаимно увязывается прямыми и обратными связями. Двуххолмье, превратившись в четверохолмье, тесно увязывается с таламусом, а через его посредство — с архипаллиумом, экстрапиримидальная система усложняется тем, что стриятум становится подчиненным и таламусу и архипаллиуму.

Относительная масса головного мозга у птиц (от 0,5% у крупных видов) до громадной цифры 8% у мелких видов.

Но о п а л л и у м. У млекопитающих, вместе с переносом приборов зрительно-слуховой рецепции в область коры, возникает и о п а л л и у м.

ли у м характерная черта которого — многослойность. Вместе с тем в коре закладываются эфферентные пирамидальные клетки, посылающие свои длинные аксоны как к различным ганглиям головных сегментов, так и к мотонейронам спинальных сегментов. Это пирамидальная двигательная система, которая настигает над древней экстрапирамидальной системой, перекрывая короткие сообщения последней длинными спрямленными путями ускоренного действия. Судя по ходу путей от неопаллиума к экстрапирамидальным ядрам и к спинальным сегментам можно представить себе, что кора завладевает почти экстрапирамидальной иннервацией троюко. Она подчиняет себе древние двигательные системы, во-первых, создавая своими импульсами переменные установки в ганглиях верхних сегментов, в *striatum*, в органах *hypothalamus*, в красном ядре; во-вторых, она развивает свои влияния на красные ядра и прочий мозговой ствол через посредство мозжечка и в третьих, — прямыми воздействиями пирамидальных путей на мотонейроны передних рогов спинного мозга.

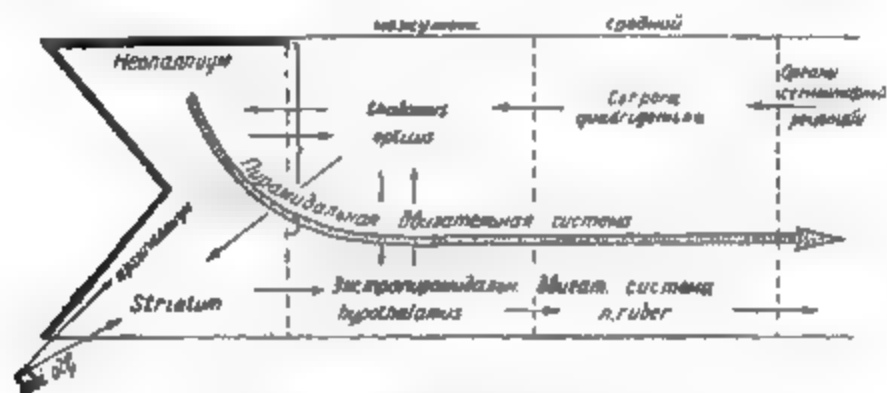


Рис 29 Сравнительная схема распределения органов в головных сегментах млекопитающих

В соответствии предыдущим схемам с паллиумом и архипаллиумом дадим подобную же очень сокращенную схему с неопаллиумом (рис 29).

Еще у яйцеродных (*Monotremata*) и у сумчатых (*Marsupialia*) в неопаллиуме имеется стационарное преобладание обонятельной коры. При этом совершенно отсутствует *corpus callosum*, а клеточный состав коры различается в особенности в области *gyrus hippocampi*. Это тот тип архитектуры коры, который носит название *аллокортекса*. Продолжаясь у прочих млекопитающих, он характеризуется очень большой изменчивостью и неустойчивостью морфологических отношений, в которых, быть может, отразилась вариативность положения обонятельной рецепции среди других приборов рецепции по мере восхождения животных по эволютической лестнице.

*Аллокортекс* противопоставляется прочей коре, которая при всех перестройках сохраняет достаточное однообразие своего архитектурного типа и носит поэтому имя *изокортекса*. Последний, как правило, развивается у млекопитающих из трехслойного початка (*callos* по-гречески значит «другой», «особый», *isos* — значит «равный», «одинаковый»).

Что касается относительной массы головного мозга млекопитающих, она зависит в особенности от развития клеточных слоев коры. Если у хищ-

ников относительная масса достигает 0,2–0,9%, то у человека она превышает 2%. У взрослых мужчин она достигает 2,17%, у взрослых женщин 2,22%. Принимая во внимание, что относительная масса мозга у колибри достигает 8%, мы понимаем, что проценты эти не могут быть показателями относительной интеллектуальной одаренности. Проценты эти зависят в чрезвычайной степени от относительного развития соматической, в особенности мышечной системы.

Интеллектуальная одаренность связана по всем данным с развитием клеточных слоев в массе изокортекса и с дифференцировкой извилин на поверхности коры полушарий.

Отложив обзор поверхности коры, попробуем представить себе как архипаллиум развивался в кору больших полушарий. Для этого рассмотрим расположение клеток коры по слоям вглубь, т. е. кортикальную «стратиграфию» — описание коры по клеточным пластам.

Архипаллиум представлял собою, как мы видели, всего один пласт нервных клеток. Изучая срезы коры млекопитающих мы находим здесь совсем особый тип расположения нервных клеток: серое вещество коры расположено от поверхности коры вглубь обычно тремя слоями, чередуясь со слоями белого вещества. Порядок расположения в изокортексе этих слоев отличается значительным постоянством.

Исследуя медиальные поверхности коры, мы найдем небольшой особый участок, расположенный узким ободком сверху и сзади «мозолистого тела» — *corpus callosum*. Относительные размеры этого особого участка серого вещества коры непостоянны даже в пределах одного отряда млекопитающих. Эта уменьшенная полоска и есть остаток обонятельной коры архипаллиума, который отмечают здесь, как «аллокортекс» ввиду его морфологических отличий по сравнению с изокортексом. Для первых наземных животных этот остаток обонятельного архипаллиума и был единственным типом коры.

Откуда вышла многослойность, как возник изокортекс на архипаллиуме?

По мере развития высших рецепторов — зрения и слуха, по мере усложнения поведения животного в воздушной среде возникали новые отделы коры над аллокортексом (архипаллиумом). Способность нервных клеток коры давать ветвления параллельные поверхности коры, а также способность восходящих и нисходящих путей давать боковые коллатерали в свою очередь ветвящиеся, создает также прослойки белого вещества из дендритов и коллатералей плотно прилегающих друг к другу, что в компактном сером слое образуются новые слои белого вещества. Таким путем однослойная серая кора становится многослойной. У млекопитающих получаются три тонких слоя нервных клеток, разделенные белым веществом.

С того момента когда замен одного пласта нервных клеток появляются несколько ганглиозных слоев, древняя кора — архипаллиум (или аллокортекс) превращается в «новую кору» — неопаллиум или изокортекс. В неопаллиум, как части входят и более новый изокортекс и более старый аллокортекс. Этот аллокортекс, как часть неокортекса, отличается, как уже было замечено, большим непостоянством и разнообразием строения. Эта морфологическая неустойчивость связана, вероятно с неустойчивостью функциональной перерабатываемые в аллокортексе рецепции, прежде ведущие отступают на задний план в различной степени у разных животных в связи с различными степенями преобладания зрения и слуха. Мы имеем ряд разнообразных переходов функционального значения обонятельной и вкусовой рецепции для животного и вместе с тем и разнообразные аллокортексы.

У человека мы видим новый шаг в эволюции коры мозга: здесь некоротко достиг высокого развития. Увеличение количества связей между клетками привело к образованию новых трех слоев, т. е. образовался шестислойный тип коры. Считают, что дополнительные три слоя возникли в качестве перекрытия над тремя слоями изокортексов других млекопитающих. Есть много данных, как бы подтверждающих такое мнение. Например, клинический материал по дегенеративным психозам показывает, что при этих заболеваниях страдают именно верхние слои, т. е. по строению коры такой больной как бы приближался к животным с трехслойной корой. Таким образом, верхние три слоя коры человека растут как бы тем аппаратом, который обеспечивает высокое положение человека, его умственную деятельность. Подобные выводы явились в результате работ главным образом британских патогистологов коры мозга, психиатров школы Болтона (см. например, книгу Берри «Brain and Mind» New York, 1928). В ней обилие громадный статистический материал, собранный на изучении душевнобольных и на посмертных вскрытиях их головного мозга. Они отмечают относительно малую устойчивость именно верхних трех слоев, тогда как нижние три слоя сравнительно прочно сохраняют свой тип. Поскольку у больных более или менее долго и прочно сохраняются инстинкты, три нижних кортикальных слоя оказываются носителями инстинктивных координат, тогда как с обратным развитием верхних трех слоев человек лишается именно высшей коррекции со стороны человеческого слоя коры.

В соответствии с этими данными авторы различают в коре человека «субгранулярный кортекс» — верхние три слоя, определяя его как «мозг исполнительного торможения», и «инфрагранулярный кортекс» (соответствующий изокортексу млекопитающих, характеризуется как «мозг акимальных инстинктов»).

Мы не раз убеждались, что резкое абстрактное разграничение, когда его переносят упрощенно на конкретные области фактов, приводит к ошибочным выводам. В только что наложенных противопоставлениях функций супра- и инфрагранулярного кортекса связывается, с одной стороны, предвзятое и схематично проведенное разграничение интеллектуальных и инстинктивных эмоциональных функций у человека с другой стороны, чрезмерно упрощенное и без достаточного анализа абстрактное разграничение между понятиями старинной школьной психологии применено для интерпретации конкретного разграничения между клеточными слоями с их белыми прослойками. Надо думать, что при образовании новых клеточных слоев путем прорастания новых и новых коллатералей и ассоциативных путей по поводу образования новых внутрикорковых связей прежние клеточные слои коры переплетаются очень глубоко, и, вместе с тем, их клеточные элементы в психообразующихся слоях взаимно увязываются весьма интимно, так что о простом и славянском новом слое над старыми можно было бы говорить лишь ради чрезвычайного упрощения. Вместе с тем эмоционально-инстинктивные реакции в жизни человека отнюдь не отграничены так упрощенно от интеллектуальных процессов, как полагала старинная психология. Именно в процессе открывания законов и зависимостей ум математика, натуралиста, как и ум художника, движется навстречу новым фактам с таким же настойчивым влечением, с каким птица отдается исполненному опасностям перелету через моря в далекие края.

Из положений школы Болтона с некоторой осторожностью нужно отобрать те факты, которыми подчеркивается, что высшие отделы коры, свойственные человеку, осуществляют по преимуществу корректирующие



влиянии над инстинктивными влечениями, и осуществляют их отнюдь не простым сжатием или уничтожением этих рефлекторных влечений но построением на них новых дополнительных рефлексов, новых осведомлений в среде, новых влечений, нового поведения.

## ЛЕКЦИЯ XX

## КОРА БОЛЬШОГО МОЗГА

В прежнее время физиологи изучали кору преимущественно с ее поверхности. В начале XX века начался новый курс — изучение коры в глубину, авторы обратились к стратиграфии коры, подобно геологам, по изучению слоев земли искривающим историю ее развития. В этом последнем изучении коры мозга открывались новые возможности для понимания функций мозга.

Мы успели познакомиться с тем, что с выходом в воздушную среду появился архипаллиум, первичная однослойная кора, связанная с вышшими рефлекторами. Далее начиная с млекопитающих открылась новая ступень в формировании коры появился многослойный неолаллиум, он возникает по мере того, как в коре уплотняется ганглиозная масса и умножается количество проводящих путей, которые не только приближаются к коре, но и многократно ответвляются коллатерали параллельно поверхности коры. Такие тангенциальные ветвления путей могут принадлежать аксонам, исходящим из коры или входящим в кору, в первом клеткам самой коры. С уплотнением белого вещества в таких тангенциальных проводниках серое вещество коры оказывается разделенным на отдельные пласты. Гистологи коры говорят о типичном трехслойном расположении кортикальных клеток у млекопитающих животных и о шестислойном — у человека. Мы отнесемся с большим уважением к Ботолу, Кампбеллу и Берри, которые являются пионерами в стратиграфическом изучении коры, но к их обобщениям мы отнесемся критически.

Мы видели, что было бы слишком примитивно и предвзято размещать по отдельным слоям, или по группам слоев, отдельные абстрактно противопоставляемые между собой стороны высшей нервной деятельности, как это делает например Берри, отнеся аффективно-эмоциональную деятельность к инстинктам в нижние три слоя человеческой коры, а умственную деятельность — в верхние три слоя. Прежде всего, с продвижением серого вещества коры все новыми и новыми путями их коллатералими и ассоциативными волокнами, прежние кортикальные слои не остаются функционально неизменными предметами к которым оставалось бы только прикладывать сверху дополнительные слои, характеризующиеся также постоянными функциональными качествами! Серое вещество активно перестраивается по своему физиологическому значению по мере продвижения его новыми ассоциативными и проективными путями, тем по мере умножения связей между отдельными участками серого вещества в глубину и параллельно поверхности. Можно сказать, что одновременно с умножением клеточных слоев вследствие внедрения дополнительных нервных путей, тем самым возрастает и интенсивная связь между слоями. Дифференцировка идет ради интеграции.

Шестислойная кора представляется в своем типе следующим образом, считая с поверхности коры вглубь (рис 30).

I Модулярный слой (*lamina modularis*) Горизонтально ориентированные клетки Кахала с отростками, ветвящимися в тангенциальном направлении. Клеток немногих, зато очень много тонких проводников, поднимающихся на периферию коры.

**II Внешний зернистый слой (*lamina granularis externa*).** Очень уплотненный слой мелких клеток разнообразной формы.

**III Пирамидальный слой (*lamina pyramidalis*).** Клетки пирамидальной формы вершинами вверх, аксонами вниз (клетки типа Гольджи I рода). Отсюда эфферентные пути коры в *согона radiata*, т. е. в подкорковое белое вещество и далее в мозговой ствол. Кроме того, мелкие клетки Мартинотти аксонами вверх.

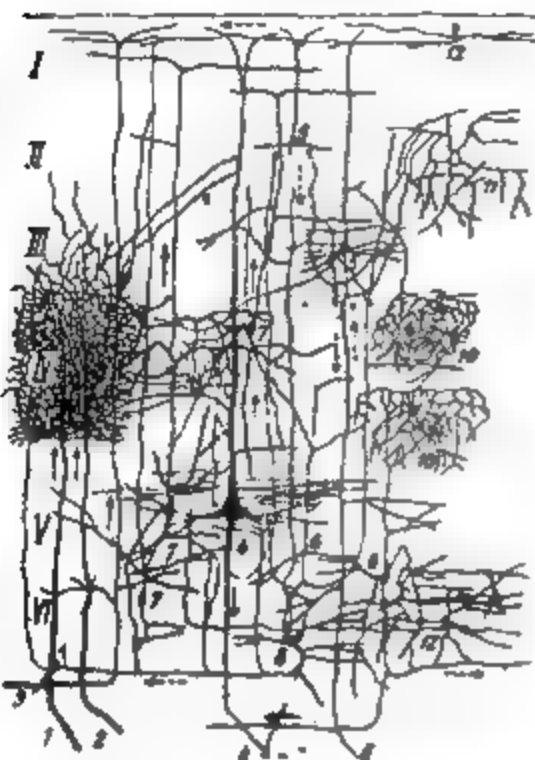


Рис. 30 Основные типы клеточных элементов и путей в ствол коры большого мозга комбинировано из Л. Де Но. 1 и 2 Афферентные пути поднимающиеся к коре из *thalamus opticus*. 3 Афферентные интранортикальные ассоциативные пути. 4 Большие пирамидальные клетки пятого слоя с эфферентными аксонами коры. 5 Пирамиды верхних слоев с эфферентными аксонами коры. 6 Пирамиды с короткими аксонами. 7 Интранортикальная клетка с выходящими аксонами. 8 и 9 Ассоциативные клетки нижних слоев. 10 Клетки гранулярного слоя с короткими аксонами обслуживающие связи на местах. 11 Клетка с короткими аксонами, обслуживающие связи на местах. 12 Клетки с горизонтальными аксонами.

аксонами вверх. Как правило, менее многочисленные клетки — аксонами вниз.

Пирамидальные клетки, говоря вообще, тем крупнее, чем глубже они расположены в коре.

На самой поверхности коры расположен проводниковый слой ассоциативных талгенциальных волокон. На промежуточных проводниковых слоях между слоями клеток надо отметить в особенности мощный белый слой

**IV. Внутренний зернистый слой (*lamina granularis interna*).** Очень плотно расположенные мелкие клетки, подобные клеткам II слоя. Много клеток типа Гольджи II рода — с короткими, очень сильно ветвящимися аксонами. Все, что выше этого слоя соответствует «супрагранулярному кортексу». Все, что ниже этого слоя, соответствует «инфрагранулярному кортексу».

**V. Ганглиозный слой (*lamina ganglionalis*).** Его называют также «внутренним пирамидным слоем». Очень крупные клетки пирамидальной формы вершинами вверх, аксонами вниз (Гольджи I рода). Отсюда эфферентные пути коры в *согона radiata*, т. е. в подкорковое белое вещество и в мозговой ствол. Кроме того, клетки Мартинотти аксонами вверх.

**VI. Слой полиморфных клеток (*lamina multiformis*).** Очень разнообразные по форме клетки, часто перекрестовидные, частью мелкие Гольджи I рода аксонами вниз, частью мелкие же Гольджи II рода

между II и III клеточными слоями. Это — тангенциальный проводниковый слой Бехтерева. Между III и IV слоями довольно толстый проводниковый слой Дженшари. Проводниковый слой Дженшари разделяет супратангулярный кортекс от инфратангулярного.

Типы связей в коре. Следует различать.

1) Коллатеральные пути коры. Острые нервные клетки, направляющиеся более или менее нормально по отношению к поверхности коры, отдают от себя боковые ветвления, направленные параллельно поверхности коры. Эти боковые коллатерали укладываются в слои белого вещества, параллельные поверхности коры и отходящие от новых пласты нервных клеток коры.

В пятом слое серого вещества (считая сверху вниз) коры мозга у человека в области прецентральной извилины расположенными характерные очень крупные пирамидальные клетки — «гигантские пирамиды Беца»; они начинаются уже знакомые нам моторные пирамидальные пути и спускаются. Это — мощные аксоны, идущие вниз к мотонейронам передних рогов, по одному от каждой пирамидальной клетки. Кроме того, каждая пирамида дает много дендритов в стороны и вверх. Поднимаясь в верхние слои коры, эти дендриты образуют многочисленные ответвления, которые вместе с ветвями аксонов участвуют в образовании белых прослоев в коре и осуществляют связь пирамидальных клеток со многими другими нервными клетками коры мозга.

2) Тангенциальные пути. Их приурочивают в особенности к самой поверхности коры, как пути, по ней стелющиеся. Они могут быть очень длинными и могут уходить глубоко в кору. Они укладываются между собою нервными клетками в пределах одного полушария.

3) Ассоциативные пути. Это — еще более длинные пути; они часто связывают клетки, принадлежащие разным полушариям. Переходя из одного полушария в другое, они образуют мощные комиссуры, которые соединяют два полушария — *corpus callosum* (мозолистое тело).

Развитие всех этих проводящих путей в коре и дает массу белого вещества головного мозга, которая расслаивает серое вещество коры. Если эмбриональный мозг человека типично шестислойный, то у взрослого человека, благодаря новым дополнительным развитиям белого вещества в некоторых участках коры, можно найти до 9 — 10 клеточных слоев. В других участках можно наблюдать, напротив, слои с уменьшением их числа.

4) Кроме названных путей, в пределах коры необходимо упомянуть о проекционных путях, связывающих кору с нижележащими отделами мозга и исходящими и входящими в направлении.

Функциональное значение отдельных отделов коры поверхности коры. Помимо о центрах в коре. Те кратко сведения, которые должны войти в наш курс по вопросу об участках отдельных территорий коры по отношению к двигательным отделам мозга, наглядно представлены на таблице Монакова в ряде таблиц Виллигера.

Таблицы дают видеть, что довольно обширное поле лобных долей коры отдает пути к Варолиеву мосту и к красному ядру среднего мозга. Надо догадываться, что эта область коры своими связями в мозжечком черепе ядра Варолиева моста, а также связями с красным ядром, должна иметь близкое отношение к регуляции позы и тонуса в мускулатуре. К Варолиеву же мосту посылаются пути из височного отдела коры и из париевального ее отдела. Отсюда также возможны влияния на мозжечок и на управление тонической иннервацией, обеспечивающей необходимый фон для образования очередных рабочих механизмов и следственно-мышеч-

ных системах. Для иннервации таких переменных механизмов в скелетно-мышечных системах должны иметь важное значение пути от сигнальных пирамид и от прочих пирамидальных клеток прецентральной извилины коры к спинному мозгу. Пути эти, направляясь к спинному мозгу, частью перекрещиваются на уровне продолговатого мозга, частью идут без перекреста. Принимают на себя афферентные сигнализации через посредство *thalamus opticus* межполушарного мозга и четверохолмия, кора, как мы видели, взаимодействует с *thalamus opticus* взаимными связями обеспечивая себе возможность регуляции этого посредника передачи сенсорных импульсов. Обширное поле коры вперед от центральной извилины к лобным долям отправляет пути к *thalamus opticus*, а ватылочная область коры отдает по лобным же прямым и обратным путям — к четверохолмию среднего мозга.

Очевидно, что при такой разнообразной укладке различных областей коры с различными аппаратами мозгового ствола функциональное значение отдельных участков коры не может быть безразличным. На функциональную дифференцировку коры указывает и тонкая гистологическая дифференцировка отдельных территорий коры по взаимоотношениям между клеточными слоями. Недавняя история нашей науки показала, что, чем детальнее ведется гистологическое исследование коры и чем выше по позвоночнику на зоологической лестнице изучаемые животные, тем более разнообразных архитектурных территорий открывается в коре полушарий. Если Кампбелл в 1906 г. насчитывал в коре высших млекопитающих до двадцати различных гистологических территорий, то Бродман в 1909 г. насчитывал их уже пятьдесят две, Экономов в 1925 г. нашел у человека сто семь территорий, а Фогт в 1927 г. поднял их число до ста шестидесяти. У человека детальная гистологическая дифференцировка наблюдается в особенности в лобных, теменных и височных долях коры, а также в Ризовом острове.

Если кора функционально не равноценна в разных своих участках, то спрашивается, как это неравноценность выражается физиологически и в каком смысле можно было бы говорить о «локализации функции» в коре полушарий?

В учении о функциональной роли отдельных территорий коры больших полушарий с начала XIX столетия существовали две крайних точки зрения. Каждая из этих крайних точек зрения приводила в свою пользу определенные факты. И каждая из них ападала в превращение полномочий, вытекающих из этих фактов, делая из них общие заключения. С одной стороны, знаменитый французский физиолог Флурам ссделал на то, что кортикальное управление рефлекторными центрами мозгового ствола парализуется более или менее одинаково глубоко, в каком бы участке мы ни поранили кору, с другой стороны, для послеоперационного восстановления признаков кортикального влияния на рефлекторную деятельность бывает достаточно сохранение уже небольших участков коры из того или иного ее отдела. Отсюда Флурам сс умозаключает, что кора действует всегда, как единое целое, в своих функциях она участвует все целиком, о раздельности ее функций по участкам не может быть речи. «Способность воспринять, обсудить, пожелать ту или иную вещь осуществляется там же, где и способность воспринять, обсудить, пожелать какую-нибудь другую вещь. Так что эта способность по существу единая, имеет своим субстратом также и единый орган». Правильно подмечен факт, что кортикальная функция требовательна и очень легко подвергается шону во всем своем составе по поводу неосторожных вмешательств, где бы в коре они ни были допущены. Правильно и то, что многие особенности кортикальной функции, например, способность комсобразования рефлекторных навыков, способность выработки условных рефлексов, требуют

для своего восстановления отсюда не обязательно сохранности всей коры, а хотя бы небольших остатков ее. Но совершенно неправомерно общее включение отсюда, будто в коре отсутствует какая бы то ни была органо-логическая дифференцировка в особенности, когда знаменитый автор пытается вырешить свой вывод принципиально на дано предвзятого философского течения, кажущегося аксиоматическим тем более, чем менее в нем реального содержания.

Другой крайняя точка зрения связана с именем знаменитого венского врача, анатома и френолога Франца Иосифа Галля. Психические особенности и те людей так же разнообразны, как и морфологические от личности человеческих индивидуумов, и они должны зависеть от последних, в особенности от морфологических вариаций черепа, а стало быть от морфологии всех вариаций головы, то мозга влияющего на форму черепа. Это не случайно, что люди с сильно развитыми лбами и выпуклыми глазами обладают сильной памятью, а стало быть, — и большой умственной работоспособностью. Когда мы сумеем проследить, какие способности и личные особенности связываются подчеркнутыми в человеке при наличии в его черепе (и, значит, в мозгу) гипертефариованными участками, мы будем иметь ключ и предсказание, чего следует ожидать от человека при наличии определенного френологического паспорта и, стало быть, куда следует такого человека направить. Очень интересные первоначальные наблюдения и мысли Галля в пользу органо-логической дифференцировки мозга превратились в каринуату, когда появилась перипетия профессионального отбора деятелей по френологическим признакам. Дарьян подмечался, указывая, что сам он является обладателем черепа с такой шириной которой хватало бы на четырех клерков, а Гиртль отзывался о френологам так что едущее нишез как под тучею, подходящее для глупцов.

И однако в основе скандализации по учению было верное, которое надлежало разрабатывать на фантическом материале Ученики Галля, Бульо и Даксон собрали обширный патологический анатомический материал, свидетельствующий о том, что аномалии речи связаны у людей с аномалиями лобных долей и, в особенности, лобных долей левого полушария. Весь вопрос претерпел затем радикальный поворот после того, как авторитетный парижский антрополог, этнограф и хирург, Брока, начал с разрушительной критикой материалов Бульо и Даксона, принужден был признать, что в третьей лобной извилине, а так наз. оперкулярном участке левого полушария, есть место, аномалии которого влекут двигательные расстройства речи, так наз. моторную афазии. С тех пор указанная область мозга получила название центра Брока. Брока в 1861 г. высказался перед Парижским антропологическим обществом следующим образом: «Теперь мы знаем, что не все части мозга в тесном смысле несут одни и те же функции и что совокупность извилин представляет собою не единственный орган, но множество органов или группы органов, и далее, что в мозгу существуют обособленные крупные участки, отвечающие обширными областями духовной деятельности». В 1870 г. немецкие врачи, Гаттинг и Фрич, обнаружили факт, что электрическое раздражение прецентральной извилины в коре человека вызывает очень локализованные движения в конечностях противоположной стороны. В 1874 г. Вернике обнаружил, что аномалии левых височных извилин человека влекут за собой симптомы «сензорной афазии», т. е. более или менее глубокого расстройства речи, при котором человек оказывается сохранившим способность двигательной членораздельности речи, но не способен понимать звуки речи, как слова, и вследствие этого не способен и реагировать на речь, как на таковую.

Рядом с центром Брока, как «двигательным центром речи», стали говорить о центре Вернике, как «сензорном центре речи». В настоящее время мы могли бы задним числом предсказывать, что оперкулярная извилина должна иметь ближайшее отношение к осуществлению артикулированной речи, так как выяснилось, что первые пути из нее идут к ядрам «покрышки» в мозговом стволе (*legimentum*), т. е. к ядрам *facialis* (движения лицевой мускулатуры), к сенсорно-моторным ядрам *trigemini* (движения нижней челюсти) и ядрам *legni vestibuli* (установки головы по лабиринтам). Мы могли бы также предсказывать задним числом и то, что сензорное восприятие речи должно предполагать для себя нормальное состояние в области височных извилин, так как восприятие речи требует безупрочной сохранности слуха, височные же извилины коры связаны с областью слуха.

Поднимается принципиальный вопрос в каком смысле можно и следует говорить о кортикальных центрах для отдельных физиологических отправлений? Важно установить, в каком смысле мы имеем право употреблять понятие «центры» в коре. Разберем это на примере центра речи.

Подражая точной науке, мы должны сказать, что, разыскивая центр определенной функции, мы ищем такие ганглиозные группировки, которые являются необходимым и достаточным условием для обеспечения этой физиологической функции. Такой подход мы заимствуем у точных наук, и он должен иметь место во всех случаях, когда вопрос требует полной точности (После того как приходится долго возмущаться сложными и неопределенными вопросами, каких много в биологии, весьма полезно время от времени возвращаться к математике — с гигиенической целью.)

Итак, мы в глубине центральной нервной системы в одной группе клеток ищем условия, необходимые и достаточные, чтобы функция речи осуществлялась.

Вспомним, как Мариеску с сотрудниками, исключая термокаутером, без кровоснабжения, мозговое вещество по частям, удаляя субстрат, находил «дыхательный центр», точечский его метод был вполне правдивен, искали и находили необходимые и достаточные центральные условия для сохранения дыхания по возможности во всей его полноте.

Для человека, которого Аристотель характеризовал, как «зона политикона» («общественное животное»), исключительно типичной функцией является речь. Поэтому для решения вопроса о том, в каком смысле можно говорить о центрах в мозгу человека, мы будем рассматривать сегодня именно центр речи.

Перед нами вопрос большой трудности. Для решения его надо было собирать огромный клинический материал и составлять статистические сводки разнообразных случаев поражения речи в тех изменениях в мозгу, которые им сопутствуют. При этом нужно точно указывать, в чем состояло поражение речи. Сказать, что после данного повреждения речь восстановилась, можно лишь в том случае, если прежнее состояние речи субъекта возобновилось полностью в точном смысле этого слова. Ничтожное отклонение от прежнего состояния заставляет говорить, что центр речи поврежден. Ярким примером может быть известный в психиатрии критерий Крепелина. Человеку, по виду еще вполне здоровому, предлагая быстро произнести слова: «третья гренадерская артиллерийская бригада». Смело начал тираду, человек оказывается не в состоянии выговорить эту аллитерацию. Это может служить чрезвычайно деликатным предупреждением для врача, что двигательные средства речи в нервной системе уже не в силах справиться с группой звуков, где есть большое

скопление звуков «ре», и дело идет о начинающемся поражении центра речи. Так начинается прогресс явный паралич. Большой еще долго, может быть, многие месяцы, будет продуктивно работать, пока не слыхнет окончательно, но речь его с появления первых еще заметных затруднений уже нельзя считать нормальным. Спрашивается, с поражением каких ганглионов образования может быть связано начинающееся расстройство речи? Оно может зависеть от состояния моторных Центральных элементов может начинаться в участке, совпадающем с центром Брока в передней латеральной части полушария, в конце *gyrus precentralis* и *operculum*, причем только в одном из полушарий (центральная асимметрия). Важно заметить, что у левши этот центр находится в правом полушарии, а у правши — в левом. Значит, рабочий процесс передних конечностей как-то влияет на процесс развития речевого двигательного аппарата. Здесь перед нами выступает воспитывающее значение сложного производственного акта на аппарате речи, видна уловка двигательного аппарата речи с рабочим употреблением конечности.

При ранении того полушария, где имеется речевой двигательный отдел, речь на время пропадает, но вновь может быть выработана путем воспитания двигательного речевого аппарата в другом полушарии. Значит, центр речи не является категорически неподвижным с однажды навсегда заданным центром Брока, но может воспитаться вновь на другом месте по связи с первым местом.

Идем дальше в поисках необходимых и достаточных условий для осуществления речи. Мы видели, что, при всей сохранности центра Брока может наступить непонимание речи, если поражение височная область коры (область слуха — область сенсорная афазия, центр Вернике. С поражением центра Вернике наступает «слепота слуховая» человек слышит звуки, но не может связывать слышимое по смыслу, не узнает слов. Речь фактически сводится к словесным, и хотя моторика сохранена.

Далее, выше этой области, ближе к постцентральной извили, лежит участок, с поражением которого наступает «тактильная слепота», утрата осознательного различения речей. Те уровни центральной нервной системы, откуда может инициироваться рука по проприоцептивным сигналам с ее мускулатуры и по короткофузальным сигналам через пирамидальные пути, могут также при своем поражении вызывать расстройства речи. Мы видели, как употребление руки для производственной практики предопределяет место воспитания в коре моторного аппарата речи, с другой стороны, практика письма с привлечением тонких тактильных рецепций и моторных навыков также должна иметь ориентирующее значение при организации речи грамматического.

И время играет роль в функции речи. В афазических частях коры, т. е. в зрительной области коры, есть участки, связанные с организацией речи. Это «вспомогательное поле зрения» (от греч. слова «мемалос — память»), поражение его влечет выпад памяти к словам, неузнавание слов, невозможность узнавать видимые знаки со словами.

Но для речи нужна уловка также с толчковыми аппаратами, ибо для осуществления речи необходимо обеспечить устойчивые напряжения голосовых связок, мышц гортани, шеи, опоры головы плеч, дыхательного аппарата. К этому должна быть привлечена экстрапирамидальная система, ядра покрышки, Вязовский мост, мозжечок. Итак, в поисках необходимых и достаточных условий для инициирования речи мы должны привлечь большое количество участков коры и подкорковых центров!

Таким образом, даже для столь сложных и высоких психических функций, как речь, не приходится говорить об узкой локализации исключительно в коре.

Несколько определеннее и проще говорить о локализации рецептивных функций в коре, как зрения, слуха. Затылочные отделы коры мозга справедливо называют зрительной корой. Через *thalamus opticus* эта часть коры связана с передними буграми четверохолмия и далее с фотохимическими рецепторами сетчатки. Можно говорить довольно определенно о проципировании сетчаток на затылочную область коры через посредство *thalamus opticus*. Но в этих примерах дело идет не о локализации конкретных физиологических функций, а лишь об общих анатомических связях между приборами периферической рецепции и ганглиозными участками коры. Когда дело пойдет о локализации именно конкретных физиологических функций, то «центры», как совокупность необходимых и достаточных для них центральных приборов, окажутся в большинстве случаев циклами взаимодействия между более или менее широко рассставленными ганглиозными группами, налегающими частью в коре полушарий, частью в мозжечке, частью в сегментах мозгового ствола. Если для речи приборы высшей обработки и связи ее с текущими зрительными фонетическими сигналами среды заложены в коре полушарий, и именно в слуховых, зрительных и кинестетических (проприоцептивных и тактильных) участках коры, то столь же необходимые для обеспечения и речевой речи центральные механизмы должны быть осуществлены в мозжечке (установка мускулатуры гортани, головы, шеи, плеч) и в продолговатом мозгу (дыхательная мускулатура). И эти кортикальные, церебеллярные, медуллярные станции, как справедливо отмечает Метгерсма и Винклер, должны быть взаимно увязаны между собою сигнализацией того и другого направления во все время, пока осуществляется процесс речи. Понятно, как и почему весь механизм речи может оказаться нарушенным всего лишь от местного заболевания мозжечка! «Центры определенного сложного отправления — это целое созвездие созвучно работающих ганглиозных участков, взаимно возбуждающих друг друга. Известное соответствие во времени между ходом мысли и скоростью укладывания мысли в речь является условием упорядоченной и плавной речи. Требуется дисциплина речевого процесса в смысле сдерживания обычно идущего потока образов и мыслей применительно к темпу и содержанию. Некоторое замедление в ходе мыслей и, в то же время, ускорение речевой деятельности в смысле звуко-различения (центр Вернике — Хешля и артикуляционного воспроизведения слов (центр Брока) — вот две стороны, из которых складывается плавное и гармоничное речевое наложение. Дело идет о согласовании и соподчинении координации по скоростям и по ритму действия потока кортикальных ассоциаций и потока словесной фонации. Увязка во времени речевой моторики и речевой акустики с потоком ассоциаций побуждает искать связей с названными центрами с паритетальными, височными и лобными ассоциативными центрами коры, а также с височно-мосто-мозжечковым и с лобно-мосто-мозжечковым трактами.

Увязка во времени, в скоростях, в ритмах действия, а значит, в сроках выполнения отдельных моментов реакции, впервые обрисовывает не пространственно разделенных ганглиозных групп функционально-определенный «центр». Тут вспоминается известное напоминание Германа Минковского, что пространство в отдельности, как и время в отдельности, лишь



отенцию реальности, тогда как реальные события протекают безраздельно в пространстве и времени, в хронотопе. И в окружающей нас среде и внутри нашего организма конкретные факты в зависимости даны нам как порядки и связи в пространстве и времени между событиями. Нет ничего загадочного в том, что для некоторых конкретных функций никак не удается определено указать локализованный в мозгу центр и что ганглиозные клетки, принимающие участие в работе одного «центра», могут затем входить в состав также и другого «центра». В этом то и заключается физиологическая задача, что требуется выяснить, каким образом один и тот же мышечно-жировой аппарат дыхания может служить и газовому обмену, и защитным рефлексам, вроде чихания и кашля, и организованному осуществлению речевого ритма.

Двигательная, или, правильнее, кинестетическая (Бастиян) область коры расположена у хищных в области сигмовидной извилины, вокруг *gyrus supracallosus* а у приматов и человека — в области Роландовой (или центральной) борозды, в особенности в *gyrus praecentralis*. В истинном смысле слова «моторных» нейронов здесь нет ибо нет непосредственных сообщений отсюда аксонами к мышцам. Можно говорить лишь об эфферентных по отношению к коре (к ретрофугальным) путях к мотонейронам передних рогов мозгового ствола. Рядом с эфферентными путями многочисленными и афферентные пути к тем же частям коры. Поэтому местные повреждения влекут за собою одновременно и двигательные и рецептивные расстройства в соответствующих участках мускулатуры. Соответствующим месту коркового поражения пальцами руки человек различает прикосновение ваты от прикосновения карандаша или сливочного масла. Это потому, что, по справедливому замечанию Дюпюа, «для того, чтобы удовлетворительно осознать, надо сохранить известную степень подвижности в пальцах». Вот эту неразрывность двигательной и рецептивной функции Бастиян выразил предложенным им понятием «кинестетической» функции вместо двигательной функции жоры.

Расположение представительства в коре отдельных участков скелетной мускулатуры подчинено своеобразному порядку и свидетельствует о различной подробности, с которой кора иннервирует, например, хвост, задние конечности, туловище, плечи, передние конечности, шею, голову и различные части лица. Очень узенькая площадь у самого медиального края поверхности коры представляет мускулатуру хвоста, тотчас рядом с ней следует столь же небольшая область стопы, голени, бедра. Далее, более латерально, располагаются области для мускулатуры живота, груди и плеч, туловище представлено более дифференциально, чем задняя конечность. Более обширная область и еще ближе к латеральному полюсу центральной извилины представляет мышцы передней конечности и в особенности кисти с пальцами. Наконец, еще более обширная область отвечает мускулатуре шеи, лица, языка, челюсти, гортани. Эта область переходит в рассмотренные выше кортикальные области, связанные с иннервацией речи, слуха, зрения, т. е. в те уже очень тонко дифференцированные территории, которыми обслуживаются различные органы лица и головы с высшими рецепторами на расстоянии. Можно сказать, что организм в целом представлен в коре в виде довольно уродливого годоулика с чрезвычайным перевесом в пользу головных сегментов тела. Биологический и функциональный смысл этого перевеса понятен (рис. 31).

Изложение вопроса о двигательной локализации сопровождается демонстрацией: у кошки трепанирован череп; производится идентическое



в исполнительном моторе — в коре большого мозга, центральные импульсы и сигнализации конвергируют неоднократно в разных этажах нервной системы. Пирамидальные пути из коры полушарий являются прямыми и потому ускоренными сообщениями от коры полушарий к конечным путям. Они ускоренные и потому, что пользуются толстыми нейронами, т. е. высоко лабильными и весьма быстро проводящими путями сообщения. При прочих равных условиях в конкуренции с экстрапирамидальной системой за обладание конечным общим путем они способны настоять на своем.

**Онтогенетическое созревание коры.** Для исследования коры был важен миелиогенетический метод Флетхера. Нервные пути одеваются миелином лишь постепенно, по мере созревания, и по степени миелинизации путей можно судить о времени вступления в работу определенного участка коры. Пути, восходящие к коре от зрительных бугров одеваются миелином раньше чем созревают связи в самой коре. Если заблаговременно для эксперимента повредить какие-либо восходящие таламические пути в начале их развития, то соответствующая область коры также не разовьется. Мы видим важный закон развития высших нервных центров. Рабочее стимулирование или возбуждающих центров является вместе с стимулированием обмена веществ, ассимиляции и выведения самих кортикальных клеток. Вызревание происходит лишь при условии стимулирования или подпитки низших центров, от стимулирования существенно влияет на питание и воспитание высших центров, побуждает их к работе.

Данные о времени созревания различных участков коры наглядно представлены в таблицах Флетхера. Таким образом, рядом со стратиграфической классификацией территорий коры, по Кэмпбеллу и Болтону, Бродману, Эконому и Фогту, мы имеем еще миелиогенетическую классификацию Флетхера и его школы. В последние месяцы внутриутробной жизни человека в его коре успевают созреть 13 так наз. «примордальных участков». Они идут в следующем порядке постепенной миелинизации проекционных путей: двигательная, кинестетическая область конечностей, первичная обонятельная область затылочная зрительная область, первичная слуховая область. В течение первого месяца внутриутробной жизни постепенно созревают 14 территорий, выполняющих в том числе примордальными территориями. Здесь сравнительно уже много проекционных путей и преобладают ассоциативные короткие пути. Дело идет о надстраивании более поздних кортикальных механизмов над предыдущими территориями с использованием и углублением их в новых направлениях. В третью очередь миелинизируются 8 территорий с длинными ассоциативными волокнами, связывающими предыдущие территории коры между собой. Это так наз. ассоциативные центры лобной и височной областей. Время созревания — от конца 1-го и до 4-го месяца после рождения.

#### ЛЕКЦИЯ XIII

#### ЛАБИЛЬНОСТЬ КОРТИКАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ И ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ДЕТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА

С 3-4-го месяца внутриутробной жизни дальнейшее созревание коры и играющей главным образом за счет обогащения системы ассоциативных (слуховых, коллатеральных и дендритов кортикальных клеток).

Целые десятилетия, сотни клеток гранулярного слоя могут охватываться дендритами одного и того же нейрона, легко представить, что это обеспечивает чрезвычайно дифференциальную и точную уловку, большое разно-

образом переменных нервных метаизмов, которые могут осуществляться отсюда. В онтогенетическом развитии лабильность нервных путей растет. Одни темпы возрастания лабильности не остаются постоянными. А р и ш а в с к и й показал, что, например, у котенка, у щенка — пока они слепы — лабильность растет медленно, но с момента открытия глаз выступает реакция скачок лабильности в нервных приборах, включение в работу органов мощного оптического фактора резко повышает лабильность всей нервной системы. Мы убеждаемся в этом, например, где-нибудь в седьмом нерве.

В 1937 г. У х т о м с к и й обратил внимание Физиологической конференции Академии Наук на обширную проблематику вытекающую из того замечательного факта, что по мере онтогенетического развития и возрастания организмов темпы и скорости реакций в ряду М а к с а Р у б н е р а снижаются, тогда как ритмы и скорости возбуждений в ряду Н. Е. В е д е н с к о г о возрастают. Такое противоречие между ходом изменения скоростей в направлении Рубнера и в направлении Введенского имеет место и в филогенезе. И здесь можно прийти к естественной догадке, что противоречие это имеет тот смысл, что возрастание скоростей в области нервной лабильности т. е. в области срочной сигнализации и срочного стимулирования, должно возникать именно вследствие замедления в ходе общего метаболизма и рабочих темпов в вегетативной жизни более крупных форм.

Кора мозга является посредником между двумя отдельными и самостоятельными рядами фактов. Ни тот, ни другой ряд сам не может изменить ни величину, поскольку каждый из рядов претерпевает своими особыми закономерностями, своими порядками связи в пространстве и времени. И тем не менее от более или менее быстрого приспособливания одного ряда к другому по их скоростям и по конкретному значению их встречи зависит жизнь организма. Это приспособляющее посредничество между двумя рядами фактов и лежит на нервной системе, на коре и мозжечке по преимуществу. Дело идет, с одной стороны, о смене событий во внешней среде и соответствующих рецептивных сигнализаций к коре из внешней среды, с другой стороны, — о смене и темпе событий внутри организма во внутреннем хозяйстве его. На коре по преимуществу лежит острая задача стратегического управления всеми имеющимися в организме средствами и возможностями для срочного выживания их по поводу очередных изменений в сигнале среды. Лабильность нервных приборов должна расти вместе с образованием все новых и новых механизмов в кортикальном субстрате.

По мере онтогенетического созревания центров коры типическим образом наблюдается развертывание все бо́льшей содержательности и многообразия в составе кортикальных функций и, как обязательный спутник возрастающего многообразия, возрастание скоростей, с которыми функции могут сменять друг друга, т. е. увеличение лабильности действующего субстрата.

Если взять достаточно конкретную и хорошо очерченную функцию коры как, например, речь, то можно наблюдать постепенное развертывание, осложнение компонентами и возрастающую скорость протекания этих компонентов развивающегося процесса. Представляет большой интерес работа Бехтерева и Щелованова (1925), посвященная детальному изучению ребенка с момента его рождения. В течение первых двух дней ребенок, судя по его реакции на различные раздражители, должен быть сочтен, как еще глухой и неяркий. У него есть чисто мест-

ные рефлексы в глазах на внезапное освещение, но без каких бы то ни было признаков конвергенции глаз на источнике освещения и без каких бы то ни было признаков слежения глазами на источнике освещения. Доминирует в поведении obligatory рецепция контролируемая звуком и осязанием. На 20—22-й день впервые замечаются слежки взором за движущимся источником света и способность оборвать сосание по поводу неожиданного зрительного впечатления. С начала второго месяца имеется уже способность продолжительной остановки взора на светящемся предмете, «рассматривание предмета» могущее продолжаться минут 10 непрерывно. С полугода третьего месяца — поворот головы и глаз в сторону источника звука загор. женного экраном. Это — начало той установки, которую Павлов описывал так: «Чт. такое?» К этому времени развития у ребенка начинается выделение «фрза» предмета за отсутствием самого предмета, и с самого начала фиксирующийся образ предмета есть некоторый проект реальности, и именно зрительный проект реальности подвергается затем многократной приварке и перестраиванию на основании практического соприкосновения с реальностью. Что касается развития собственно речи, различные авторы сходятся в том, что ребенку сначала удается рефлекторно-подражательное воспроизведение определенных звуков (приблизительно с 10-го месяца жизни). Затем возникает сравнительное различение звуков, издаваемых самим ребенком, со звуками речи других людей применительно к предметному значению этих звуков и приблизительно к концу 1-го года). Наконец постепенно приходит признание слов, как знаков и имен, символизировавших не ца.

Основная роль коры мозга. Роль коры в целом совсем критично можно характеризовать как роль посредника между двумя рядами фактов: с одной стороны, рядом внутренним ряд и фактов внешней среды, с другой стороны, рядом событий во внутреннем хозяйстве организма. Оба ряда протекают по своим достаточно чуждым закономерностям, и у коры нет средств непосредственно перестроить их. Но ей предстоит находить вновь и вновь такое соотношение и таянку между этими рядами событий, которые обеспечивали бы существование данного биологического вида и индивидуума в определенной для него среде. Дело идет об свободном процессе подчинения темпов и сроков жизнедеятельности темпам и срокам сигналов из внешней среды, равно как подчинения сроков и постепенно освоенной среде потребностям организма. Организм представляет собою систему тканей и органов различной лабильности и различных рабочих ритмов, способных в достаточно широких пределах изменяться под действием импульсов возбуждения. На кору ложится общее гармонизирование ритмов в организме, укладывание событий во времени, срочность правильной оценки текущей стратегической обстановки в среде, чтобы во время найти подходящий ответ на внешние события.

Аппарат, все время занимающийся управлением ритмами в тканях и органах, должен сам быть ритмическим деятелем по преимуществу. Обладая нервными элементами разнообразных ритмов, он должен быть способен согласовывать эти ритмы, синхронизировать ритм в одних элементах, увеличивая гетерохронизм в других.

Биоэлектрические явления в коре. Как же изучать эту ритмичность возбуждений в коре, имеющую непосредственное отношение к основным законам нервной работы? До последнего времени хирургическая задача вскрытия черепа и мозговых оболочек была неизбежным этапом сколько-нибудь точного эксперимента над корой полушарий.

Открытием исключительной важности была демонстрация колебательной «энцефалограммы», которую можно получить на чувствительном электрическом приборе при применении у животного методики с электродом, прикасающимся к коже головы (Бергер, 1926, 1928).

В течение последних 10 лет стало на твердые ноги учение о биоэлектрических колебаниях и ритмах в коре. Стало возможно регистрировать и измерять их, не разрушая черепа, и по запасам электрических эффектов на гальванометре или осциллографе в какой-то мере судить о природе и характере тех кортикальных процессов, которые вызывают эти электрические явления. Инициатива применения современного струнного гальванометра для изучения токов действия в коре человеческого животного принадлежит киевскому физиологу Правдичу Нейнискому (1925). Заслуга этого работника в том, что он первый установил в действительной мере животною существование нескольких ритмов, как бы накладывающихся друг на друга. Можно думать, что различные клеточные группы в коре возбуждаются в разных ритмах с различными величинами электрических потенциалов. Бергер в Неме установил такую же множественность ритмов в коре человека.

В настоящее время токи действия мозга изучены уже настолько, что исследование их стало одним из диагностических приемов в клинике.

Известен целый ряд кортикальных ритмов, они обозначаются буквами греческого алфавита. Были описаны ритмы  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ . Стало более или менее точно известно относительно ритмов  $\alpha$  и  $\beta$ , с деятельностью каких слоев коры они связаны. Один из способов так же определения заключается в том, что электроды гальванометра или осциллографа накладываются на голову так, что один из них, диффузный, прикасается к коже, скажем, затылка, другой же точечный может быть погружен в слепки на различную глубину. По мере приближения к тому или иному клеточному слою картина регистрирующихся токов изменяется: токи уменьшаются и по величине и по знаку. Можно применить особый метод термокоагуляции кортикального вещества, т. е. выжигания на поверхности клеток того или иного поверхностного слоя коры, дабы видеть, что после этого останется. Убрав клетки поверхностных слоев, наблюдают, какие ритмы еще остались и приписывают их, естественно, клеткам оставшихся слоев или оставшегося слоя. Уединив таким образом слой, можно разобраться от каких клеток и слоев коры зависит отдельные компоненты сложного кортикального ритма.

Ритм  $\alpha$  представляет собою относительно редкие и значительные по амплитуде волны продолжительностью до 100 мс и напряжением до 0,2—0,6 мВ, частотой 8—12 в секунду. Область наиболее устойчивых и постоянных колебаний — в затылочной области коры. Наименьшее постоянное возбуждение вообще. Колебания этого ритма отличаются большой изменчивостью даже у одного и того же лица в разные дни.

Ритм  $\beta$  представляет собою относительно частые волны небольших амплитуд продолжительностью в 35—40 мс и напряжением 0,13 мВ, частотой 20—30 в секунду.

Что касается других ритмов их самостоятельность еще не получила общего признания, и, может быть, их придется рассматривать как производные колебания от первых двух.

У нас в Союзе наибольшим мастером в области изучения кортикальных ритмов является доктор М. Н. Ливанов в Москве. Научая осциллограммы ритмичных электрических явлений Фурье при тех дополнениях, которые были введены в этот метод Н. А. Бернштейном, Ливанов мог установить подлинность отдельных периодов, группирование волн в определенные участки коры, когда получают производные ампли-

туды большой высоты, затем торможение определенных периодов, сопряженное с усилением колебательного возбуждения в других. Получается как бы доминирование клеточных возбуждений в том или ином кортикальном слое при одновременном угнетении токов в других слоях. Картины этого типа получаются при раздражении тех или иных рецептивных приборов. Независимо от раздражений с периферии они имеют выше описанные ритмы и продолжают спонтанно. Приходится говорить об «автономизме» кортикальных возбуждений наряду с тем, как мы говорим об «автономизме» дыхательного центра в продолговатом мозгу или «автономизме» красного ядра в среднем мозгу. Периферические стимулы из органов чувств трансформируют ритмы в возбуждения и порядки их протекания в коре, но кортикальные клетки способны и колебательными разрядами возбуждения и при полном физическом отключении организма. В периферической нервной мышечной системе мы так привыкли, что лишь прикладываям мы раздражения, впервые инициируют возбуждение в тканях, которая без него не может существовать. Это! Существование возбуждения высших центров кажется для нас загадочным! Приходится признать, однако, что оно составляет там нормальное явление, причем внешнее раздражение лишь видоизменяет порядки его протекания во времени. Впрочем, удивительная способность этих колебательных разрядов в коре истинно исключительна, что невольно возбуждала и перемены в коре. Дело в том, что еще при более или менее поверхностном сне и при неглубоком наркотическом атонтическом колебании в коре происходят и в основном черта изменений той мере, более или менее замедления. Лишь с наступлением более глубокого сна или наркотического угнетения и тем более эти образуются и притом более или менее внезапно, с тем, что бы сначала возобновиться при начале пробуждения. В дальнейших опытах оказалось, что еще при перерезании мозга в его стволе колебания в коре продолжают в той или иной степени. Наиболее выразительно в смысле выключения кортикальных ритмов действует перерезание по тазам кортикальным путям (В. Р. Мер, Ф. А. Лейд, Гамман и Биллоф). Сказание по этому и мнению, что кортикальные ритмы являются выражением взаимодействия центров собственно коры с центрами *basal ganglia*. Если это подтвердится, то в жизни периодических разрядов в возбуждения в коре скрываются бы не столько «автономизм» разряжающей активности центр, а скорее, сколько все время и во все продолжающееся взаимное стимулирование первых центров в замкнутом цикле, в результате которого происходит типичного цикла ритмический предположения Джэмса и спинальных эталонах, или церебро-церебеллярного цикла, который Нелгерман и Винклер указали в качестве непререкаемого фактора для осуществления нормального ритмического процесса. В данном случае дело идет о кортико-таламическом цикле.

Мы отмечаем, что наиболее мощные потенциалы складываются в латентной области коры, т. е. в оптической области ее. В ответ на раздражение оптических рецепторов в оптической области коры наблюдается еще более выраженное разложение во времени между разрядами различных импульсов, интервалов и ритмов, чем было до раздражения периферических рецепторов. Было бы странно, конечно, думать, что физиологическая интеграция достигается всегда и везде только синхронизацией в нервных путях. Сложно и рядом она должна опираться на сопряженные торможения, т. е. на внешне растормаживание во времени возбуждения отдельных приборов действующей системы. Согласно Бэншофу и О'Лейри, в стимулировании с периферии затылочной коре можно различить, во

первых, очень кратко и частые разряды высоких амплитуд, напоминающие токн действия периферических нервов во вторых, волны тетанических ритмов и продолжительностью 5—10 с, причем именно эти волны возрастают и по частоте и по амплитудам под влиянием стимуляции; в третьих, наблюдаются волны длительности до 100 с. Более детальное изучение приводит авторов к убеждению, что первый порядок разрядов представляет собой изряды афферентных нервных волокон в коре второй порядок — это разряды вставочных нейронов коры прежде всего нейронов гранулярного слоя третий порядок — возбуждения афферентных ганглиозных клеток коры по преимуществу. Вместе с тем два последних порядка ритмических разрядов могут быть поставлены в соответствие ранее рассмотренным ритмам более частому и более устойчивому  $\beta$  и менее частому и менее устойчивому, но зато более мощному  $\alpha$  амплитудам ритму  $\alpha$ . Именно более низкие и гравильные ритмы относительно больших амплитуд преобладают в покое и при перепадах ас сна. Периферическая стимуляция репетиров ведет к упрощению и торможению волн ритма  $\alpha$ , но и к повышению амплитуд и частот ритма  $\beta$ . Это усиление возбуждений ритма  $\alpha$  более или менее отвечает участку проекций на кору раздражаемого рецептора зрению обонянию слуху, тактильный рецепции. Когда наблюдение ведется на бодрствующем то соответственно тому, какие сенсорные участки коры в данный момент возбуждаются, в ту же сторону отмечаются видимые выражения акта внимания, интереса, эмоционального волнения (Дэвис Эктор Дирли Фессар и др.). Очень сильное раздражение периферических приборов ведет к расширенному реакции на всю кору.

Представляет значительный интерес ход изменения кортикальных ритмов в онтогенезе (И. Р. Смит, Лидсдейл). Наиболее рано складывающийся  $\alpha$ -ритм у человека в возрасте 2—3 месяцев дает себя знать в затылочной, т. е. зрительной области с частотой 3—4 периода в секунду. Ритм этот затем повышается постепенно с тем, чтобы к возрасту 9—10 лет достигнуть 10 пер. до в секунду, т. е. стать к этому сроку уже  $\beta$ -ритмом. Если  $\alpha$  ритм связывать, согласно Бишофф, с деятельностью эффективных ганглиев коры то только что приведенные цифры можно было бы считать так, что и 16 летнему возрасту человека афферентная система его коры успевает достичь количественно зрелого состояния. Общие пути пирамидальной системы количественно определялись. Дальнейшее развертывание кортикального субстрата продолжается в слоях мелких клеток с короткими аксонами, в особенности в гранулярном слое. Что на более поздних стадиях эволюции коры развертываются в особенности медноклеточные слои с короткими аксонами, это отмечалось в свое время еще Рамон и-Кахалем. Физическое дело приходится понимать так, что с достижением количественного постоянства афферентной системы коры функциональное развитие коры идет далее в сторону включения все большего числа вставочных нейронов и от этих последних — все новых и новых дополнительных связей к общим путям коры в смысле Шеррингтона. Клетки гранулярных слоев, принимая на себя сигнализации (нервные импульсы) с проекционных кортикальных путей, нисходящих от периферических рецепторов, в свою очередь, отправляют пути к другим клеткам коры и к местам конвергенции сигналов у афферентных ганглиозных клеток пирамидальной системы. Тем более поучительно поведение  $\alpha$ -ритма, т. е. ритма афферентных клеток в особенности, в зависимости от различного прихода импульсов с периферических рецепторов. Во время сна, когда приход импульсов от рецепторов в кору ослабевает или прекращается,  $\alpha$ -ритм становится более однообразным и редким, могут появляться длительные, очень растянутые по времени волны. Но зато



акустические стимулы из среды могут возобновлять всплески  $\alpha$ -ритма, независимо от полного просыпания. Вместе с тем, как только аритмические, акустические или тактильные раздражения начинают вызывать местную активность  $\beta$ -ритма, они служат поводом для задержки и блока  $\alpha$ -ритма. Повидимому мы можем различить здесь зависимость, уже знакомую нам по нижним этапам центральной нервной системы в зависимости от того, в каком порядке и в какой исторической последовательности нервные импульсы будут достигать последних синапсов у исполнительных нейронов коры, эти последние будут реагировать на слышимый возбуждения, то торможением.

У нас были поводы отметить, что то, что мы называем «физиологическим покоем» органов и организма, не есть само собою разумеющееся состояние бездеятельности (за отсутствием импульсов), но представляет собою особую форму активной реакции, предполагающую высокую степень организации физиологического субстрата и, в частности, нервной системы. В связи с этим представляет исключительный интерес только что отмеченное нами обстоятельство, на которое обратил внимание Бергер: наиболее правильный и бесперебойный ритм электрических разрядов коры, в особенности периодов с ее высокими амплитудами, получается именно в состоянии физиологического покоя, т. е. при отсутствии импульсов в органах рецепции. Правильный, почти гармонический ритм кортикальных разрядов является как бы фоном на котором отмечаются текущие сигналы с рецепторов.

#### ЛЕКЦИЯ XXIX

#### ИСПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПУТИ КОРЫ

**Эфферентные пути коры.** Кора полушария может иметь двойной доступ к мотонейронам нижних сегментов, т. е. к общим конечным путям центральной нервной системы и к последним исполнительным реакциям на периферии. Первый доступ через посредство экстрапирамидальной нервной системы и через относительно короткие пути коры к *corpi striati*, к субталамическим ядрам промежуточного мозга и красному ядру среднего мозга, откуда начинаются рубро-спинальные пути и дальнейшим сегментам мозгового ствола. О существовании этого филогенетически древнейшего, конструктивно-сложного пути сообщения от коры к мотонейронам мозгового ствола долгое время ничего не знали, пока не установили его клинически покойный Монакон. Естественно, что наблюдать деятельность этого пути становится возможным лишь тогда, когда деятельность главного эфферентного аппарата коры т. е. пирамидальной системы, устранена вследствие заболевания или вследствие экспериментальной операции. Второй доступ к исполнительным мотонейронам мозгового ствола имеет через посредство длинных и извитых путей пирамидальной системы, т. е. через посредство кортико-спинальных и кортико-медуллярных трактов. По подсчетам Кампбелла на человеке число путей пирамидального тракта, исходящего из одного мозгового полушария, достигает 250 000. Из этого числа десятая часть должна начинаться собственно от гигантских пирамидальных клеток Беца, так как по подсчетам того же Кампбелла на одно полушарие человека приходится около 25 000 ганглиозных клеток этого типа. Во всяком случае среди путей непосредственной и ускоренной сигнализации коры исполнительные станции мозгового ствола, большими пирамидальными клетками пятого кортикального слоя принадлежит значительная роль, и мы можем их рассматривать в качестве, если не исключительных, то во всяком случае важных общих путей коры, к которым конвергируют

сообщения из разнообразных других областей и клеточных групп коры.

Мы вспоминаем разницу между тем, что называется общим конечным путем, и тем, что называется общим путем. Когда дело идет о конвергировании нервных путей перед последней исполнительной нервно-мускульной, т. е. перед группой мотонейронов, непосредственно контактирующих с мышцами, то мы имеем перед собою общий конечный путь. Когда же дело идет о конвергировании нервных путей в том или ином центральном уровне перед некоторой группой нейронов, дающих уровню выходящих из него сигналы на нижележащие центральные уровни, мы имеем перед собою не «конечные общие пути» к исполнительным органам, а лишь «общие пути» данного уровня к нижележащим сегментам нервной системы. Об общем конечном пути можно говорить лишь там, где дело идет о начале последних мотонейронов перед мускулатурой, т. е. о верных ретах спинного мозга и об их аналогах медуллярного уровня. Об общем пути мы могли и должны были говорить по поводу «разветвления» ядра в рубро-спинального пути, являющихся предметом и по рецепторам конвергирующих влияний на экстрапирамидальную двигательную систему со стороны коры, и субкортикальных центров, и мозжечка, и мозгового ствола. Мы видели затем, что конвергирование нейронами к общим путям дает себя знать в различных частях центральной нервной системы и в системе рецепторов, как общий принцип очень широкое применение. Он дает себя знать повсюду, где есть более или менее ограниченные конечное число выходящих нервных путей при значительном притоке к нему его чистых приходящих нервных путей или вообще путей, чье влияние претерпевать их совместную эксплуатацию выходящего пути. Общий путь является предметом множественной эксплуатации со стороны сходящихся к нему нервных путей. Он является и предметом многократного обслуживания со стороны всех тех инстанций и аппаратов, которые посылают к нему свои пути. Он является по необходимости и местом трансформирования во времени сходящихся к нему разнообразных влияний и ритмов возбуждения, дабы перестройкой и торможением одним из них и подкреплением других мог получиться правильно координированный ритмический сигнал для дальнейшего проведения. В этом смысле общий путь есть область и орган нервной координации на местах. Физиологически мы должны представлять себе дело так, что ганглиозные клетки, которыми начинаются общие пути, учитывают и подытоживают всю совокупность влияний в ядрах-стекающихся к ним на конвергирующих путях, так что в результате подлежащем дальнейшему проведению, в каждой мгновение оказываются учтенными и отраженными все мельчайшие участники сосредоточенного воздействия сходящихся путей на исходный синапс. Нам представляется не вполне правильным и довольно странным то представление, согласно которому упорядоченный и координированный результат возбуждения в общем пути достигается пропуском и неучитыванием очередных импульсов вследствие некоторого функционального дефекта, как бы своего рода утомления, или «относительного утомления» (Фэрворри), или вследствие роковой необходимости всякой возбуждаемой системы разряжаться только по приливу «все или ничего» (Бюудич, Гоч, К. Люкас). Со своей стороны мы думаем, что координация в общем пути не есть парадоксальный результат дефектов впечатлительности и возбудимости вследствие утомления или вследствие периодического отсутствия

потенциалов. Лишь при нашем допущении, что возбуждение в ганглиозной клетке может тонко градуироваться соответственно приходящим к ней влияниям и импульсам, а координированный результат возбуждения в общем пути является пластическим отражением до тонкости всей совокупности дифференциальных влияний с синапса на возбуждаемую систему клетки, — лишь при этом допущении становится биологически понятным богатое развитие синапсов с тенденцией к умножению концевых ветвлений приходящих аксонов и с тенденцией увеличить поверхность соприкосновения ганглиозной клетки с концевыми ветвлениями аксонов. В частности, обе эти тенденции очень выражены в аппарате пирамидальных клеток коры и, в особенности, гигантских пирамид Беца. На них мы имеем право смотреть, как на типичные общие пути коры головного мозга и исполнительным путем мозгового ствола.

Возобновив в своей памяти разницу между конечными общими путями и общими путями отдельных центральных этажей, мы должны отметить для коры полушарий следующие черты.

Кора полушарий является мощной участницей в путях конвергенции, сходящихся перед мотонейронами мозгового ствола, как общими и конечными путями. Внутри себя самой в лице пирамидальных эфферентных нейронов и, в частности, гигантских пирамид Беца, она имеет свои общие пути, к исходящим клеткам которых конвертируют разнообразные кортикальные пути. Таким образом, на путях к мышцам через посредство события пирамидальной системы кора имеет по крайней мере две координирующие инстанции в системе синапсов перед пирамидальными путями и в системе синапсов перед мотонейронами. Как повсюду, так и в коре, общий путь с конвергирующими синапсами перед ним является местом координации и новообразования очередных механизмов из всех тех, которые при прочих равных условиях на месте виртуально осуществимы. Не удивительно, что синапсы у больших пирамидальных клеток коры в последнее время являются предметом направленного внимания физиологов (Эдриян, Икклс, Лоренте де Нео).

В пользу того утверждения, что эфферентные приборы коры сосредоточены в особенности в трех нижних слоях ее, говорит то наблюдение, что так наз. «вторичное», или Гудденовское перерождение, после перерезки пирамидальных путей в мозговом стволе, охватывает почти исключительно клетки IV, V и VI слоев (Мошаров, Ниссель, Маркеско, Вилькенбург, ДеФриз). Если верно, что нижние инфрагранулярные слои коры соответствуют филогенетически древнейшим аппаратам неопаллума, то сосредоточение эфферентных механизмов коры в инфрагранулярных слоях следует считать тем, что кора пользуется в качестве своих исполнительных органов филогенетически выработанными, старыми, увлеченными путями, с тем, чтобы, приняв их за свои «общие пути», трансформировать затем их работу, пластически перестраивать их механизмы соответственно возрастающему разнообразию новых и новых путей и заданий на прочей коре, вступающих дополнительно в процесс конвергенции перед эфферентными приборами. Очень характерно при этом, что чисто рецепторные, эфферентные пути коры, образующие проекцию на кору сигналов из периферических органов рецепции и соответствующих им посредников *thalamus optici*, проникают через нижние клеточные слои коры, не ветвясь, но восходя прямо к клеткам IV и III слоев. Здесь они распадаются сразу на множество ветвей, образующих целое сплетение вокруг и среда клеток Гольджи II рода, кото-

рые составляют толщу IV слоя менее густое сплетение образуют они у клеток III слоя. Только что отмеченное сплетение среди клеток гранулярного слоя образует бесчисленное множество синапсов афферентных проводников коры с мелкими клетками IV слоя, а этот слой приходится расценивать, как аппарат ставочных клеток, достигший в коре высокой гипертрофии. От вставочных клеток Гольджи II рода коротенькие нейроаксоны направляются к дендритам пирамидальных и веретеновидных клеток крупных и средних размеров. Стало быть, клетки гранулярного слоя являются посредниками передачи афферентных импульсов на афферентные аппараты коры. Но, сверх того, восходящие афферентные пути могут подходить к восходящим дендритам больших и средних пирамидальных клеток и помимо гранулярного слоя, образуя непосредственно на них свои синапсы. Зато, как общее правило, афферентные пути от специальных рецепторов не дают синапсов у малых пирамид, у коротких веретеновидных клеток и у мелких клеток нижнего слоя. Эти клетки получают импульсы с боковых коллатералей ассоциативных и интракортикальных волокон, по мере проникания последних через слои коры.

Возвращаясь к основному афферентному аппарату коры т. е. к пирамидальным клеткам, необходимо отметить, что их исходные нейроаксоны отдают от себя боковые ветви, которые в свою очередь могут ветвиться и образовывать при этом пути возвратного направления, теперь уже в лежащие и более поверхностные слои. На эти возвратные (рекуррентные, ветвения в свое время обратил внимание Рамон и Кахаль, физиологическое же их значение подчеркнуто в особенности американцем Лорентом де Но. Замечательно следующее. Клетки IV (гранулярного) слоя поддерживают связь через свои аксоны с пирамидальными клетками III и II слоев и, в то же время, эти последние клетки отдают от своих аксонов коллатерали к клеткам IV слоя. Аксоны пирамидальных клеток как правило, отдают на уровне V слоя большие количества более или менее горизонтальных ветвей, распространяющихся в V и VI слое и от боковой кверху от V слоя. В сущности такой же возвратный (рекуррентный) ход имеет место для длинных ассоциативных путей, соединяющих полушария через *corpus callosum*. Так, малые пирамидальные клетки, или глубоко лежащие звездчатые клетки VI слоя, отдают от себя такие ассоциативные волокна, спускающиеся на дорального полушария с тем, чтобы через субкорткальное белое вещество и *callosum* проникнуть в симметричное полушарие и подняться там опять в кортикальные слои. Аксоны от клеток V и VI слоя, образуя густые сплетения на своем уровне, отдают от себя коллатерали, проникающие через V и IV слои до клеток III, II и даже I слоев.

На только что изложенного становится ясно, что уже в самой структуре коры отчетлива в широкой степени возможность распространения нервных импульсов по замкнутым циклам, а именно того межцентрального цикла, который был отмечен голландскими учеными Виллемсом и Идгерсом и который мы рассматривали по поводу иннервации речевого аппарата. Афферентный импульс сообщается дендриту пирамидальной клетки, по первым, через посредство восходящей ветви и ее ближайшего синапса в верхних кортикальных слоях во-вторых, через посредство клеток Гольджи II рода в IV слое т. е. через посредство мощного сплетения и множественных синапсов этого уровня. Принявший на себя импульсы из этих источников пирамидальный нейрон передает от себя разряд возбуждения в свой нейроаксон, который своими возвратными

сигналами на клетки гранулярного слоя и других верхних слоев коры имеет возможность трансформировать дальнейшее течение приходящих импульсов, а, стало быть, и свой конечный эффект.

В наиболее сокращенном виде эти зависимости изображены в следующей схеме Хоренте де Но (рис. 32). Схема подчеркивает значение системы вставочных нейронов в центральной нервной системе вообще, в аппарате коры полушарий, в особенности. Восходящий афферентный путь стимулирует дендрит пирамидальной клетки, а вместе и систему вставочных нейронов 1 2 3, 4, которые связаны синапсами между собой и с пирамидальной клеткой. Отсюда — аппарат, способный видоизменять и перестраивать ход начавшегося возбуждения в пирамидальной клетке. Сверх того, афферентный нейронам этой последней своей возвратной ветвью способен сигнализировать на систему вставочных нейронов о ходе текущего процесса возбуждения в пирамидальном нейроне и тем вносить дополнительные варианты в окончательный результат. Таков в самом сокращенном виде план синапса перед общим путем коры.



Рис 32. Объяснение в тексте

#### ЛЕКЦИЯ XXIV

### РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ В НЕРВНЫХ ПРИБОРАХ

Различные формы возбуждения в нервных элементах и как эти формы возбуждения между собой связаны. В классической физиологии долгое время господствовало представление, согласно которому в проводящих путях нервной системы существует лишь один вид возбуждения в виде быстро проносящихся волн, которые играют роль нервных импульсов, или сигналов, и повторяются в нервных элементах с таким единообразием, что осуществляется пресловутый закон «все или ничего». Для этого закона, именно как общего закона нервного возбуждения, подыскивали оправдание и истолкование, во-первых, обще биологического характера и, во-вторых, физико-химического характера. В обще-биологическом смысле закон «все или ничего» находил оправдание в том, что совершенство аппарата связи и сигнализации между органами требует того, чтобы импульсы, посылаемые из точки отправления, доставлялись к точкам назначения с такою неизменностью, как если бы сообщающиеся органы находились в непосредственном контакте, а нервный путь между ними играл роль лишь исключительно верного посредника, со своей стороны не вносящего в сигнализацию, по мере ее передачи, никаких изменений или перебоев. За время прохождения через нервный путь нервный сигнал не претерпевает никаких изменений. Иными словами история прохождения нервного импульса через нервный путь не вносит в импульс никаких изменений. Или еще история передачи нервного импульса через нервный путь не имеет значения для оформления импульса по его содержанию и величине.

В физико-химическом смысле закон «все или ничего» пробуют оправдать и обосновать ссылкой на то, что возбуждение в физиологическом суб-

страте имеет, будто бы, всегда характер взрыва, взрыв же разряжает потенциальную энергию на месте до конца, а в результате деятельность любой возбудимой системы должна сводиться к монотонной периодике возбуждений по образцу пучечета или митрализмы: фаза разряда энергии, идущего всегда до конца, сменяется фазой очередной зарядки потенциала опять до прежней величины и т. д.

Ленинградская университетская физиологическая школа, исходя из учения Н. Е. Введенского о паразитизме, как типе возбуждений, внесла в учение о возбуждении принципиально новые черты, допуская довольно разнообразные модификации, и вот ряд может выражаться состояние возбуждения в зависимости от субстрата, где оно в данное мгновение протекает, и от текущего состояния в субстрате в момент прихода импульса к последнему.

Прежде всего, состояние возбуждения отнюдь не обязательно убегает из места своего возникновения в виде быстро уносимой волны. В определенных условиях оно может более или менее долго держаться на месте возникновения в виде стации паразитического возбуждения. В течение многих лет один лишь боннский физиолог Эббеке с примыкающей к нему небольшой группой клиницистов поддерживал вместе с нами это представление о стации паразитического возбуждения под именем «*Platzergregung*». Развиваясь на месте, возбуждение может достигать здесь различных степеней накопления и углубления под влиянием приходящих импульсов. В связи с этим отныне между раздражающим импульсом и эффектом возбуждения приравнивается не тождество между аспалом и варваром, но отныне между катализатором и регулируемым в его гиростях процессом. Пока длится это состояние накопления и возбуждения на месте, участок субстрата, в котором оно складывается, является отныне и на широкий диапазон приходящих импульсов, возбудимость его повышается, и все приходящие к нему импульсы способствуют накоплению местного возбуждения в нем. Непрерывно накапливаясь под влиянием текущих импульсов, местное возбуждение достигает некоторой величины, при которой оно становится источником отправления прерывистых волн возбуждения по проводящей системе. И здесь вступает в силу тот принцип в результате силы и частоты импульсов, когда в конечном эффекторе (мышцах) мы получаем то спазм-тоническое сокращение, то различные формы тетанических сокращений с торможениями во всех тех случаях, когда субстрат не успевает воспринять в себе ритм приходящих к нему импульсов. Вполне однообразный и монотонный ряд отдельных возбуждений в ритм приходящих импульсов, отвечающий ближайшим образом видености себе или ничто, получается именно тогда, когда отдельные возбуждения в субстрате без осечки воспроизводят приходящие ритмы импульсов. Такой монотонный ряд будет, однако, характеризовать собою не какой-нибудь общий принцип или закон возбуждения физиологического субстрата, но специальную частную форму его жизнедеятельности, требующую для себя вполне определенных условий. Сложившейся точки зрения как представить себе судьбу нервного импульса, возникшего в нервном пути? Пока он пробегает по однородному нервному проводнику, например, по нейроаксону, он может следовать в ряду других, ему подобных, с такою же скоростью и амплитудой, каковы они у последних, и тогда он будет участником ритмической сигнализации на дальнейшие участки пути. Если на пути окажется участок стационарного возбуждения, добежавший до него импульс будет содействовать накоплению в нем состоянии возбуждения, но в дальнейшем нервные пути не пройдут, пока возбуждение в участке стационарной электроотрицательности не достигнет той величины, когда оно будет способно отправить от себя волны и дальнейший

нервный путь. Участок стационарного возбуждения и участок замедленного развития процесса возбуждения будут создавать таким образом временную задержку для нашего импульса, как и для других ему подобных, в зависимости от степени возбуждения, успевшей образоваться на месте. Строго срочная задержка для нашего импульса будет создаваться также столкновением его в одном и том же пункте проводящего пути с другим, встречным импульсом, как это бывает, например, в искусственном опыте при столкновении прямого и антагонистического импульсов в моторном или в натуральном случае одновременного подхода импульсов с двух путей, конвергирующих к одному и тому же общему пути. Перед нами механизмы срочной задержки одних нервных возбуждений другими нервными же возбуждениями, причем мы видим и условия модификации нервного импульса на возбуждающем и тормозящем.

Мы видим отсюда, какие разнообразные модификации могут происходить в судьбе нервного импульса по мере его протекания через нервные пути и в какие разнообразные формы может выливаться его возбуждающее влияние на различные участки проводящей цепи. Истинный результат нашего импульса в последнем эффекторе будет зависеть от всей истории прохождения импульса от начала до эффектора. И именно история прохождения возбуждения через нервные станции определяет собою форму его последнего выражения. Чтобы понять результат реакции, необходимо знать историю ее образования в нервных элементах не только в макро-, но и в микро-интервалах времени.

Относительно простым количественным фактором, которым определяется развитие возбуждений в нервных путях с качественной модификацией складывающегося результата, является скорость развития и заканчивания возбуждения в отдельных звеньях нервного пути, т. е. физиологическая лабильность проводящих элементов.

Когда в конце курса я напоминаю еще раз эти руководящие линии Ленинградской университетской физиологической школы, и имею в виду в особенности сопоставить их с теми новыми исканиями, которые возникли в международной физиологии в последние годы в связи с попытками разобраться в ходе возбуждений в цепях нейронов, которые открылись в кортикальных слоях. Разбравшись в судьбе возбуждений в сложной цепи нейронов, связывающей клеточные слои коры от ее поверхности вглубь, несколько ставишь перед собой вопрос о сложной истории, которую должны претерпевать нервные импульсы по мере проникания через мелкие клетки гранулярных слоев и поверхностям дендритов больших пирамид и далее в нейронах этих последних. Именно здесь суждено было сблизиться в понимании нервных процессов представителями весьма различных направлений физиологической мысли. Ученый Шеррингтон, сотрудник Эббена, парижская школа Пажана, Эдриана и Нью-Йоркская школа с Гассером и де Ново главне, на десятилетия с 1930 г. выдвинули ряд новых фактов и концепций, совпадающих с предвидениями и представлениями школы Н. Е. Введенского подчас до полного тождества. Если в недавнем прошлом, до 1930 г., при безраздельном господстве закона «все или ничего» для правоверного представителя западной неврологии не могло быть речи о местном стационарном возбуждении, и нам ставили в укор наше учение о накопленном возбуждении в ганглиозной группе под действием текущих импульсов, то после 1940 г. не только допущено, но и поставлено на очередь во всей остроте вопрос о том, как может складаться в субстрате «гладкий» и неколебательный потенциал действия, свидетельствующий о местном возбуждении, как этот местный

потенциал может служить источником отправления поля возбуждения и как это местное состояние возбуждения может возрастать и достигать до критического разряда под влиянием дополнительных импульсов. Стабильное местное возбуждение в центрах стали представлять себе по двум типам. Во-первых, по типу параболы и во-вторых по типу замкнутого или себя же центрирующего цикла. Примеры того и другого типа мы с вами имели в предыдущем курсе. По типу параболы местное возбуждение в центрах должно иметь место там где имеется множественный синапс, передающий заплы участвующих импульсов на дендриты и тело ганглиозной клетки. По типу замкнутого цикла местное возбуждение будет иметь место там где группа центров увязана между центральными путями и через них посредством всевозможных стимулов возбуждение участвующих циклов как бы по образу «порочного круга». Вы вспоминаете о цикле Хедгерсона и Вилклера который мы рассматривали ранее. Надо заметить, что и тот и другой механизм стационарного возбуждения может и должен иметь место в центральной нервной системе и в частности в коре полушарий. Там, где мы имеем конвергенцию нейроаксонов с их последними разветвленными концами к общему пути, в ганглиозных клетках этого общего пути под действием множества бомбардирующих импульсов, должно развиваться и накапливаться длительное состояние возбуждения изменяющееся по величине и при достижении некоего предельного значения, способное отправлять от себя разряжающиеся импульсы возбуждения в соответствующий нейроаксон. И, в ближайшем научении синапсы перед ганглиозными клетками общего пути обнаружилось, что дело идет здесь не только о конвергенции путей на разных стадиях нервной системы, но еще и о том, что каждый отдельный нейроаксон конвергирующий к клетке общего пути, прежде чем подойти к поверхности этой клетки, распадается на более или менее множественную концевую кисть, так что прихваченная по данному аксону волна возбуждения превращается в последний момент в целую группу не вполне совпадающих во времени импульсов. Происходит как говорят дисперсия нервных импульсов во времени. Можно теперь представить себе, с каким множеством бомбардирующих импульсов приходится иметь дело ганглиозной клетке общего пути, когда к ней сходится такие концевые кисти от многих конвергирующих путей. Дело идет о суммиции и накоплении в ганглиозной клетке всего этого множества возбуждающих влияний, о модификации общего состояния (аппарат) данной клетки наподобие тех наименьших состояний, которые происходят под влиянием адреналина. Если под действием предыдущих импульсов состояние возбуждения в ганглиозной клетке достигло уже почти того уровня, когда клетка готова разрядиться импульсами в свой нейроаксон, то уже слабого влияния афферентного импульса будет достаточно для того, чтобы подготовленная таким образом клетка разрядилась в свой нейроаксон почти без признаков центральной задержки, т. е. без того дополнительного скрытого периода, который требуется для проведения отдельного импульса через центры. В постепенно подготовленной к разряду ганглиозной клетке дополнительный импульс доводит возбуждение до разряда в нейроаксон с такой скоростью, как будто импульс пробегал через гомогенный нервный проводник. На той же самой ганглиозной клетке до предварительной подготовки такой же импульс потребовал бы для своего проведения значительного скрытого периода, или даже неоднократного повторения, чтобы раскатать «центральную задержку». В зависимости от степени предварительной подготовки в данной ганглиозной группе мы будем иметь и не то такое поведение,



которое придется характеризовать, как ее экзальтацию, т. е. повышенную возбудимость, ускоренное проведение импульсов, высокую надежность, то, напротив, такое поведение, которое придется описать, как торможение текущих импульсов.

В настоящее время явилась возможность измерить, сколько времени длится в ганглиозной клетке скрытое следовое возбуждение от предыдущего залпа импульсов, дабы следующий за ним второй залп импульсов мог еще использовать этот след и довести его посредством скрытой суммации до того предела, когда клетка начнет разряжать волны возбуждения в нейроаксон. Если два залпа приходят к клетке одновременно или почти одновременно, скрытая суммация будет протекать наиболее быстро, и клетка ускоренно перейдет к разрядам импульсов в нейроаксон. Расставляя два залпа во времени, можно видеть, что суммация эффектов влияния ослабевает при интервале между залпами в 0,2 с и прекращается при интервале в 0,4 с, когда стимулы держат ганглиозную клетку длительно под богатым огнем импульсов, клетка будет длительно ее удерживать в себе те или иные степени возбужденного состояния, т. е. ту или иную степень готовности к ответу на добавочный импульс полномерного волнового возбуждения в нейроаксон.

На приведенной ранее схеме кортикальных нейронных цепей только что изложенный механизм стационарного возбуждения имеет место в особенности в пирамидальной клетке с множественным синапсом на поверхности ее тела и ее дендритов.

Аппарат необходимый для стационарного возбуждения по типу замкнутого межцентрального цикла имеется на той же схеме в виде колец. Гранулярная клетка — дендрит пирамидальной клетки — аксон пирамидальной клетки — возвратная коллатераль последнего — гранулярная клетка. Добавочные кольца имеются между клетками гранулярного слоя и отростками пирамидальной клетки. Когда пирамидальная клетка начнет разряжать волны возбуждения в свой нейроаксон, коллатеральные ветви понесут волны возврата в толщу гранулярных клеток, чтобы возобновить и, вероятно, трансформировать их импульсы на пирамидальные дендриты, влияя через них на состояние возбуждения в самой пирамидальной клетке. В микроскопических масштабах видим мы здесь механизм роения циклов, аналогичный тому, что в макроскопических масштабах описан был нами, как межцентральный цикл между корой большого мозга, мозговым стволом и корой мозжечка. И здесь, как там, физиологический смысл его в саморегуляции текущего процесса за ходу работы.

## ЛЕКЦИЯ XXV

### НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ

**Принцип общего пути.** На протяжении всего изложения физиологии центров мы исходили из принципа общего пути, как основного принципа нервной координации. Основная мысль этого принципа, внешне как принципа координации, заключается в том, что всякая и координация и деятельность центров происходит не оттого, что в дело вмешивается какой-то дополнительный специально «координирующий» центр высшего порядка, приносящий впервые увязку и порядок в хаотическую до сих пор активность низших центральных уровней, она происходит в любом центральном уровне на месте и происходит по необходимости потому, что в любом центральном уровне исполнительных аппаратов меньше, чем претендующих на их эксплуатацию афферентных путей. Вследствие такого отношения между афферентными и эфферентными приборами, последние принуждены а) вырабатывать в себе столько возмож-

ных модификаций действия сколько конвергирующих афферентных приборов и б) в каждый отдельный момент давать место одной модификации действия из всех возможных, тормозя все прочие и тем самым превращая рефлекторный прибор на данный момент в полностью связанный механизм с одной степенью свободы.

Как видим, принцип общего пути есть не что иное, как принцип виртуальных механизмов, последовательно осуществляемых в группе исполнительных путей и органов афферентными импульсами, причем для каждого отдельного момента полностью очереди его механизма достигается не иначе как срочным торможением всех прочих, на месте возможных механизмов.

Физиологический смысл общего пути и понятие о физиологическом механизме. Физиологическое значение общего пути, как координирующего аппарата, являющееся всего лишь там, где открыты непосредственному наблюдению эффекты общего пути. Мы имеем это в конечном общем пути, состоящем из моториоров с мышцами. То, что наблюдаем мы здесь, припущиваемо переносится *titula titula* на общие пути мышечных уровней. Общий конечный путь, обслуживающий мускулатуру конечности, представляет собою более или менее определенное, сравнительно небольшое количество моториоров с соответствующими мышцами, которое дает возможность осуществить в конечности механизмы: актения прямого толчка, то сгибания, то разгибания, то приведения или отведения, то чесания и различные его модификации и т. д. Механизмы эти сменяют друг друга в конечном общем пути в зависимости от того, какие из конвергирующих к нему нервных путей в данный момент стимулированы в объектности. Итак, конечный путь скрывает в себе возможность разнообразных рабочих применений, приблизительно столько рабочих применений, сколько разнообразных афферентных путей к нему конвергируют, но каждое из этих рабочих применений, каждый из осуществляющихся механизмов имеет возможность протекать, хотя бы очень не надолго, вполне отрывно и полностью только при условии исключения на соответствующий срок всех прочих возможных движений и механизмов в тех же мышцах и сочленениях. Механизмы подучаются и актоические кинто-мускульных системах не иначе, как торможением возможных переключений за исключением одного, в направлении которого в данный момент протекает реакция.

Чем же отличается физиологический механизм в теле животного от технического механизма? Во-первых, тем, что он образуется на самом ходу реакции и, во-вторых, тем, что в техническом механизме однажды выбранная для эксплуатации степень свободы обеспечивается конструкцией раз навсегда, тогда как в рефлекторном приборе на одних и тех же конструкциях может быть осуществлено последовательно столько переменных механизмов, сколько есть назидо степеней свободы, каждый же из последовательно осуществляемых механизмов достигается постольку, поскольку активно тормозятся все имеющиеся налицо степени свободы, кроме одной.

Значение координатора в развитии общего пути. Когда данный общий путь включается в работу более высоких центральных этажей, это значит, что к нему конвергируют и в его воронке начинают участвовать дополнительные пути из этих новых этажей, преобладание производящих путей над исполнительными еще возросло, количество виртуальных механизмов на месте увеличилось, увеличилась и потребность в торможении для успешного осуществления возможных на месте дей-

ствий в достаточно чистом виде. Например с момента включения мотонейронов передней конечности в систему критических путей к прежним возможным и исторически достаточно выработанным механизмам сгибания, разгибания, отведения, приведения чешаки и т. д. прибавляется ряд новых механизмов, в том числе таких тонких, как писание и рисование. Динамизм возможных применений общего пути возраст, но тем самым возраст и задачи срочного и точного торможения анатомически возможных, но в данный момент вредящих движений, когда на очереди у человека механизм письма. Каждый из нас вспоминает из личного опыта, что немало упражнений и труда требовалось для того, чтобы достаточно дисциплинировать поведение руки, прежде чем мы научимся координировать быстрое и четкое письмо исключив позыми и другим, в данный момент несвоевременным движениям.

Принцип общего пути, принцип виртуальных механизмов говорит о том, что система рецептивных и афферентных путей в нервной системе и в отдельных ее участках возрастает и дифференцируется в филогенезе скорее, чем система исполнительных приборов. Отсюда и возникает характерная позиция центральной нервной системы, сопровождающая ее появлению, во всех ее задачах — как можно было бы в бесконечно разнообразной и неблагоприятно изменяющейся конкретной среде обитать при помощи конечного и, вообще говоря, небольшого количества исполнительных инструментов и умений, которыми располагает в каждый данный момент организм. Задача решается нервной системой, говоря вообще так: прежде чем в порядке филогенеза будет возможно заговорить о выключении нового исполнительного инструмента и нового рабочего органа соответственно новым задачам среды, в пределах еще прежних исполнительных инструментов онтогенетически вырабатываются новые функциональные разновидности действия, оказывающиеся на положении виртуальных механизмов и достигающиеся новыми сочетаниями прежних анатомо-физиологических данных.

Сильно развитый общий путь с возрастанием лабильности. Я думаю, что нам нет нужды много распространяться о том, что с умножением в общем пути числа виртуальных механизмов, т. е. с умножением конвергирующих к нему путей на высших этапах и с возрастающим разнообразием возможного рабочего его применения, на очередь становится во все более острой форме необходимость обеспечить достаточную скорость смены в общих путях последовательных механизмов, т. е. достаточную быстроту и четкость последовательных переходов действующего нервно-мышечного субстрата от выработки одного механизма к выработке другого. Если в порядке спинальной иннервации данный нервно-мышечный субстрат передней конечности мог осуществлять в себе, например, шесть последовательных механизмов и смена этих последних могла уложиться в отрезок времени  $t_1, t_2$ , то с включением субстрата в центральную иннервацию число возможных в нем механизмов значительно возрастает, и в прежний отрезок времени  $t_1, t_2$  надо будет обеспечить смену уже не шести, а примерно двадцати пяти механизмов. Это предполагает, очевидно, значительно увеличенную скорость и четкость осуществления каждого из механизмов, а также переходов между ними. В свою очередь возрастающая быстрота и четкость переходов предполагают возрастающую быстроту срочной сигнализации в нервных путях, т. е. возрастающую лабильность действующего суб-

**с т р а т а** Все это делает понятным физиологический смысл возрастания лабильности в нервных и мышечных аппаратах по мере онтогенетического созревания нервной системы и по мере возникновения для нее новых задач.

Изложенное до сих пор относительно принципа общего пути, как прил-  
 пипа координации, может быть сформулировано вкратце таким образом.  
 Нервная координация, или, говоря по-русски, соподчинение физиологических процессов в порядке их нервной увязки есть процесс вынужденный и не предполагает для себя вмешательства какого-либо дополнительного, специально «координирующего» центра. Координация в смысле соподчинения нервных актов получается по необходимости из невозможности осуществить одновременно требующиеся механизмы в одном и том же, относительно узко очерченном исполнительном аппарате. Чем больше новых функций вырабатывается в данном субстрате, тем больше число виртуальных механизмов может быть осуществлено в общем пути, тем выше лабильность возбуждающихся систем, тем уплотненнее во времени могут происходить переходы от одной функции к другой и от одного механизма к другому. Но, вместе с тем, тем отчетливее во времени протекающие каждое из сменяющихся механизмов с переходами от одного рабочего вектора к другому. Это значит, что возрастающее разнообразие возможных отправления и механизмов в общем пути само по себе предполагает возрастающую четкость и срочность наступления торможения прочих возможных механизмов, когда имеется на очереди механизм с определенным вектором действия. Как бы кратко ни было протекание каждого отдельного механизма во времени, в субстрате высокой лабильности он успевает протекать с отчетливостью полностью связанной системы, со срочным торможением прочих возможных реакций. Отсюда мы можем догадываться, чем более многообразны функции нервного субстрата, тем более полносвязна должна быть работа нервной системы в целом, но тем быстрее возможны переходы от одного механизма к другому. Чем более высоко дифференцирована нервная система по многообразию доступных ей отправления, тем больше значение сроков протекания отдельных возбуждений и отдельных компонентов реакций в ней, тем больше значение и срочного торможения в момент протекания отдельного механизма.

## ЛЕКЦИЯ XXVI

### НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ

(Продолжение)

**Общие пути в коре большого мозга. Принцип доминанты.** По поводу общих путей специально в коре полушарий надо отметить, что между ними должны играть во всяком случае выдающуюся роль те, которые связаны с пирамидальными клетками кортико-спинальных и кортико-медуллярных путей. Бесчисленные синапсы на их дендритах и клеточных телах создают исключительно благоприятные условия для того, чтобы в этих клетках могло длительно поддерживаться и накапливаться местное стационарное возбуждение под влиянием вновь и вновь приходящих импульсов. Когда приходящие импульсы доведут возбуждение ганглиозной клетки почти до рывка, когда готовы начаться разряды возбуждения в виде волновых импульсов в ее нейронах, удобно может наблюдаться момент, когда поднимающийся в кору дополнительный импульс доводит кору до разрядов в нисходящие пути с такой скоростью, как будто бы и не было никакой центральной задержки, а заранее

подготовленная ганглиозная клетка проводит через себя импульсы так же быстро, как и гомогенный нервный путь. Если на высоте готовности начать разряды возбуждения в нейронах ганглиозная клетка оказывается исключительно отзывчивой на вновь приходящие импульсы, дабы по их поводу фактически приступить к очередной отправке волн возбуждения к эффекторам мозгового ствола, то при том состоянии, когда стационарное возбуждение в клетке еще продолжает накапливаться, приходящие в клетку импульсы идут всего лишь на поддержку местной скрытой суммации возбуждения на месте, но не продвигаются далее. Тогда мы будем иметь в результате уже не акцилиацию, как в первом случае, но торможение импульсов. Происходить в тот и другой эффект будут в том же самом аппарате ганглиозной клетки в зависимости от состояния в котором приходящие импульсы будут заставлять данную клетку. Внезапный, очень ступенчатый во времени залп импульсов на клетку сразу по множеству ее синапсов может довести ее до интенсивного и очень быстро заканчивающегося разряда возбуждений в порядке своего рода «детонации», как стада выражаются И. И. Д. о.

Что касается коротко-петлевых восходящих импульсов, то, как мы видели, они приносятся путями пронизывающими нижние пирамидные клеточные слои коры без ветвления и синапсов, но зато они дают богато развитые концевые сплетения с многими синапсами, во-первых, среди клеток гранулярных слоев и во-вторых, у дендритов пирамидальных клеток с длинными аксонами. Аfferентные импульсы могут достигать общих путей коры в лице пирамидальных клеток, во-первых, через посредство синапсов от гранулярных клеток и во-вторых, через непосредственные синапсы от аfferентных путей. Мы вспоминаем, что система синапсов у пирамидальных клеток увеличивается значительно телодендриями от ассоциативных и других внутрикортикальных путей. Человеческая кора по сравнению с низшими кортикальными аппаратами характеризуется в особенности мощным развитием гранулярных слоев. Будучи посредниками в передаче аfferентных импульсов к дендритам пирамидальных клеток, они должны играть роль многократных трансформаторов для этих импульсов, причем пирамидальные клетки с момента возникновения разрядов возбуждения на их ветвях аксоны оказываются с особыми возможностями активировать, со своей стороны, на эти гранулярные трансформаторы через аппарат возвратных коллатералей. Все это говорит за то, что стационарное возбуждение в общем пути коры, равно как моменты возникновения аfferентных импульсов на коры и мозговой ствол, регулируются чрезвычайно тщательно в системе гранулярных слоев. Клетки же этих последних, будучи заключены в густые концевые сплетения от аfferентных восходящих путей, могут подвергаться стимуляции с этих путей почти мгновенно целыми группами, изменения в себе функционального состояния сразу множественными же группами. На это обстоятельство обращает особое внимание Де-Но, предполагая здесь важный момент внутрикорковой координации. Весьма правдоподобно предположение И. С. Бернштейна, что групповые изменения функционального состояния в гранулярных клетках под действием окружающего сплетения аналогичны то каталектотону с повышением возбудимости, то аналектотону с угнетением возбудимости. В таком случае нетрудно представить себе, как должны варьировать посылаемые пи гранулярных клеток импульсы и по амплитудам и по частотам и как будут, в связи с этим, изменяться сроки прихода импульсов к пирамидальным клеткам.

**Принцип доминанты** Теперь надо сказать кратко о принципе доминанты. После только что изложенного нами о роли стационарного возбуждения, с одной стороны, и об аппарате общего пути, — с другой, понимание принципа доминанты не представляет уже никаких затруднений. Тем самым что аппарат общего пути занят в текущий момент осуществлением некоторого определенного механизма, в нем оказываются снятыми с очереди и вытесненными прочие механизмы, фактически возможные в том же общем пути. Это значит, что возбуждение аппарата общего пути в сторону определенного рабочего вектора предполагает сопряженное с этим возбуждением торможение на данный момент времени других движений в том же общем пути. Это сопряжение о торможении является и последствием возбуждения в аппарате общего пути определенных нервных элементов, непосредственно направленных на выполнение работы в формирующемся механизме, но оно же является и угловым оформлением данного механизма. При этом в торможении этом, имеющем явно координирующий характер в центрах, выступают отчетливые, с одной стороны, возбуждение тормозимое, т. е. подлежащее исполнению на время осуществления очередного механизма, и возбуждение тормозящее, т. е. являющееся вместе с тем источником работы в том же механизме. Торможение является здесь вполне отчетливо модификацией и результатом столкновения возбуждений в общем пути. Очевидно, мы имеем здесь перед собой торможение, по Введенскому, в прямом применении его к делу координации.

Возникает вопрос, чем же определяется преобладание в общем пути на всех возможных в нем механизмов одного того, который сейчас фактически в нем протекает. Ведь совершенно очевидно, что для осуществления этого определенного механизма из всех прочих возможных, нужно, чтобы соответствующие центры располагали какими-то преимущественными условиями, дабы иметь возможность выступить первыми, успеть затормозить прочие и затем некоторое время поддерживать это торможение в видах устранения других механизмов.

Затруднения нет, когда дело идет об искусственном опыте и мы имеем возможность вызывать рефлексы в общем пути раздражением отдельных нервных точек. Когда, например, в той же машинке нечистоты мы прикладывая электроды к определенной нервной ветви, в общем пути вызывает достаточно точно предвидимое нами рефлекторное движение, т. е. механизм с хорошо предвидимым вектором, и это происходит просто потому, что раздражаемый нерв несет импульсы к ближайшим центральным клеткам, и тогда этим последним принадлежат преимущества инициативы движения, первого вступления в работу, тогда как прочие или не успевают вступить в реакцию или с самого начала вступления в реакцию уже испытывают встречные тормозящие влияния с центром, вступающих в работу нервных.

Понять условия преобладания определенного механизма и соответствующих центров труднее, когда дело идет о естественной деятельности нервной системы, а в нервных путях почти непрерывно происходят импульсы из разнообразных центральных источников и периферических приборов. Как в этих условиях при всем многообразии импульсов, притекающих в общий путь, может доминировать и поддерживаться более или менее продолжительно устойчивое преобладание одного определенного механизма на всех прочих возможных? Понять это преобладание возможно при условии, что посредством предыдущей подготовки и

в определенной центральной группе общего пути успевает сложиться стационарное возбуждение, которое обеспечивает на месте повышенную отзывчивость (снижение порога возбудимости) в отношении текущих импульсов, длительно поддерживается на месте этими импульсами и, достигнув достаточной величины, способно по поводу этих же импульсов давать облегченные и ускоренные разряды возбуждений и эфференты соответствующего механизма. Такая односторонняя наклонность реагировать однократно образно механизмом сгибания или механизмом расчесывания в ответ на разнообразные раздражения может быть легко вызвана в общем пути конечности, если незадолго перед этим была создана предварительная подготовка центрального сгибания более или менее продолжительным, хотя и не сильным, раздражением кожного нерва в рецептивном поле сгибательного рефлекса, или если в начале опыта был приложен слабый разрыв стрижкина узкой местной к дорсальной поверхности спинного мозга тех сегментов, которые связаны с рецептивным полем чесательного рефлекса. Точно так же, если предварительным местным электрическим раздражением или механическим приложением стрижкина образовать в коре полусиндром повышенной возбудимости и реактивности в участке сгибания правой передней конечности, то потом в течение некоторого времени животное будет обнаруживать наклонность реагировать сгибанием правой передней конечности на разнообразные раздражения, в том числе даже на такие, которые бы, по идущим к делу или приложенным индукционным токам к тому участку дорсальной поверхности, с которого должна получаться активная реагирующая конечность (Васедевский) или как движение, служивший до этого в качестве условия для раздражителя для пищи и реакции (Фуршман). Любая механика, способная сложиться или выработаться вновь в общих путях, может быть превращена монотонно и навязчиво повторяющейся реакцией, если мы сможем длительно поддерживать в центрах соответствующий фокус стационарного возбуждения и повышенной реактивности. И как всегда, механизм будет складываться и обеспечивать и при своих повторениях сопряженными торможениями тех движений и реакций, которые нарушали бы его в общих путях. Сопреженные торможения с нарушить будет тем легче, чем в более точных границах возьмем мы общий путь, в котором складывается навязчиво повторяющаяся реакция. Когда дело идет об упомянутых выше случаях навязчивой реакции сгибания конечности вместо ожидаемого разгибания, мы имеем совершенно иные торможения механизма разгибания по поводу того, что центральные пути конечности в данный момент оказываются сгибанию преимущественно и предрасположены (to be dominantly biased, как выразился Шеррингтон в 1912 г.). В других случаях, когда конкурирующие реакции нажимают или по своему центральному субстрату разобщенным более значительно и не так легко уловить их общий путь, где бы происходила их коллизия, сопряженное торможение раскрывается по своему содержанию лишь специальным исследованием. Например, когда пищевая реакция осложняется или замещается доминирующей в текущий момент деятельностью конечности, перед нами глубоко интересная проблема: как сложение одной реакции другою превращается в замещение ими друг друга. Специальное столкновение во времени реакций пищеварительного тракта с ритмическими реакциями в конечностях (Хьюксон, 1904, 1910, 1911) выявило с достаточной отчетливостью сопряженное торможение реакций скелетной мускулатуры по поводу подготовленных реакций пищеварительного аппарата с пуском в ход этих подготовленных реакций как раз теми импульсами, которые должны были бы дать реакции в скелетных мышцах. Вот эта радикальная черта: мовка в путях и в направлении фактической стимуляции и фактического

складывания механизмов, в зависимости от заранее подготовленного фокуса повышенной реактивности в центрах, и дала повод отметить принцип доминанты, как особый аппарат координации в нервной системе. Дело идет о возможности перестраивания реакций и о возможности предвидеть их направление а) по заранее подготовленному фокусу повышенной реактивности в центрах и б) по сопряженным с данным фокусом торможениям. В этих более сложных случаях, когда сталкивающиеся реакции кажутся значительно разобщенными по субстрату, само содержание сопряженного торможения может служить наводящим указанием того, где надо искать их общий путь. Для столкновения и конкуренции глотательных рефлексов с кортикальными локомоторными реакциями и должен был допустить общий путь в высших уровнях кортикальных или субкортикальных — на том основании, что торможение локомоции во время глотания не сопряжено с неперемным выпадом местных спинальных и тонических рефлексов в конечностях. Будучи в значительной степени заторможены для кортикального управления, местные рефлексы в конечностях во время частого глотания оказываются неапаторможеными. Значит, конкуренция глотательных и локомоторных иннерваций складывается выше уровня спинальных и, вероятно, психо-тонических рефлексов в конечностях. Там же и действующий в данном случае общий путь с сопряженными торможениями.

#### ЛЕНЦИЯ XLVII

### НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ

(Окончание)

**Принцип доминанты** На протяжении всех наших бесед о нервных центрах мы видели, что общий путь, как аппарат координации, присутствует во всех центральных этажах. Значит, во всех центральных этажах следует ожидать и распределения во времени возбуждения и торможения в сотрудничающих путях. Когда дело идет об общих путях в высших центральных этажах, в коре, в результате их деятельности мы будем получать уже не более или менее координированную работу отдельных органов, но координированное «поведение организма в его среде». В наиболее широкой перспективе встанет проблема о том, как создается и обеспечивается устойчивый вектор поведения животного при всем разнообразии конкретной среды, через которую приходится держать путь, и как складывается сопряженное торможение сторонних рефлекторных позывов, обеспечивающее определенность и устойчивость поведения? Общим путем, за обладание которым сталкиваются между собой в коре разнообразные импульсы, может становиться тогда мозговой ствол в целом. Именно для кортикальных иннерваций предвидел Шеррингтон еще в 1906 г. в качестве общего случая, что «сам промежуточный путь в сером веществе мозга становится общим путем и, следовательно, механизмом аккомодации».

Принцип доминанты подчеркивает в ходе развития центральных реакций и их координации значение следующих моментов в отдельности: а) накапливающаяся длительная активность центров на месте, способная служить источником воли возбуждения под действием дополнительных импульсов; б) факторы подготовки возбуждения в центрах и факторы его осуществления для эффикторов в) разряд, под действием дополнительных раздражений, подготовлявшегося до этого возбуждения в виде импульсов



в общий путь, осуществляющих в постепенном определенным механизмом при сопряженном торможении прочих возможных движений.

Для завершения этого отдела разберем несколько конкретных примеров, в которых более или менее отчетливо видим черты доминанты, ее значение в качестве средства координации и ее возможное трагическое значение в поведении. Всякий инструмент может получать и полезное применение и делу и умелых руках и более или менее бесполезное, а то и опасное употребление при неумелости!

Центральная нервная система с ее высшими задачами, с одной стороны, и, с другой стороны вегетативная нервная система с обслуживанием аппаратов обмена веществ и пищеварения — еще очень недавно они представлялись настолько различными по субстрату и по принципам иннервации, что теоретиками ставилась под сомнение самая возможность быстрой переброски влияния из одной на другую. Практически мы знаем, однако, что постепенно подготавливающаяся активность нервных аппаратов кишечника перед приближением дефекации решительным образом снимает с очереди текущие задачи коры головного мозга, тогда как в дымки намеренно задержать процесс в кишечнике нередко ведут лишь к стимуляции его. Очень выразительное временное доминирование вегетативного процесса над кортикальным!

Вот еще пример совершенно из другой области, на этот раз на области высшей нервной деятельности. Макака, подучившая в руки зеркало, ведет себя в высшей степени замечательно. Забравшись в более или менее укромный угол, она способна часами выискивать детально рассматривая свое изображение, нередко двигая то головой то зеркалом, и увлекается при этом так, что забывает про еду и питье, не реагирует на текущие раздражители или реагирует лишь короткими защитными рефлексивными раздражителями, которые без зеркала привлекли бы ее ожидаемое внимание. Та же макака, оправившись после удачной охоты замышляя те же артельные дожди коры относится к зеркалу совсем по-иному. Получив в руки зеркало она сначала не знает что с ним делать, а затем дотрагивается использовать его вместо доски для гадания. Разрешив вопрос о зеркальном тиником утилитарным образом, макака успокаивается и переходит к очередным делам.

Вот картина из длительных наблюдений в вагоне. В московском поезде, направляющемся в Ленинград поутру, приехал Вишеру прощипается молодой дама и, достав из сумочки зеркальце на протяжении десятков километров детально изучает свое изображение с сосредоточенностью, которая не дает ей заметить, что делается вокруг нее и куше, так что остаются незамеченными и официант приносящий кофе, и кондуктор с квитанциями, на отсутствие которых пассажирка жалуется уже в виду Ленинграда. Возможно, что такая доминанта, свидетельствующая во всяком случае о высоком развитии зрительных анализаторов в коре полушарий, легко превращается в занятие уже не вполне производительное хотя и уместное для дамы желающей быть приятной во всех отношениях.

Вот и еще примеры доминант. Все мы с детства помним трагический конец Архимеда. Поглощенный своими вычислениями для механиков, защищавших его город от римского нашествия, он совершенно оторвался от ближайшей к нему действительности отрываясь проектируемой действительности будущего. Чертежи и проекты, которыми занят был и на своем дворе, сосредоточивал на себе весь его ум и всю его наблюдательность. Сиракузы пали на двор стали забегать римские солдаты, а Архимед не пытался спастись и из-полал только о том чтобы не портили его чертежи. Римляне его убили. Мощная установка исследователя поглощала великого физика, когда римские войска брали его город.

Вот, наконец, и еще пример доминанты в ее произвольности и ведущей настоячности для сознания. В юношеском произведении Л. Н. Толстого «Казак» молодой офицер подъезжает на ямских лошадях по степи впервые к Кавказской линии. Среди дорожных разговоров ямщик неожиданно указывает вдалеке на сияющую гряду не то дальних облаков, не то гор и говорит «а вот и горы». Пассажир весь вливается в давножданную линию и затем в течение всего этого дня медленного приближения к Кавказу, о чем бы ни говорилось у них с ямщиком, выжидание поворачивалось все опять и опять к одному: «Ну, а как же горы?» «Где же горы?»

Во всей своей типичной односторонности для каждого отдельного участка жизни доминанты является органом, формирующим и исследующим и художника, шаг за шагом приближающим их и непрестанно обкоздяющемуся, все более детальному, все более разностороннему и далеко-видному распознаванию действительности, дальновидному, может быть, не лично для самого Архимеда, а для будущих людей.

В те конкретные примеры доминантных установок более высокого порядка, которые протекают с участием коры потупария, сопровождаются вместе с тем почти всегда и эмоциональными реакциями. Спрашивается, не опорачивает ли это обстоятельство доминанту в принципе с точки зрения той педагогики, которая хотела бы воспитывать человеческое поведение как можно далее от мотивов, окрашенных эмоциональными волнениями? Стремление к эмоциональному исполнению не является ли по преимуществу препятствием в деле точного рассуждения и беспристрастно и гического распознавания правды? Вопросы эти велики и глубоки настолько, что мимоходом о них говорить не приходится. Зато нам, как физикам, можно и нужно обратить внимание лишь на следующие факты. Большое число из тех великих творцов в науке, биографии которых нам известны, оказываются глубоко, а подчас даже бурно эмоциональными людьми. Достаточно вспомнить наших Ломоносова, Лавриковского, Менделеева и Сеченова, с другой стороны, иностранцев — Гумбольдта, Фарадея, Гаусса, Лаврикова и Людвиг. Люди большой дисциплины держат себя в крепких рамках, так что для стороннего наблюдателя поведение представляется высоко выдержанным и ровным. Но более внимательное изучение материалов дает видеть скрытую работу горячих эмоциональных влечений, стимулирующих поиски этих пионеров научной мысли. Такие «классики» спокойно разрабатывавшие натуралистического мышления, как Роберт Махер, Гельмгольц или Вант-Гофф, отличались от прочих не родовым образом, а лишь степенью дисциплинированной выдержки текущей работы.

Что касается худ. живописи и музыкантов, то нам хорошо известна исключительная эмоциональная впечатлительность и отзывчивость великих представителей литературы и искусства, дающие им возможности почти адекватного отражения того, чем живы и чего ищут их современники и читатели. Принципиально возражать против того, что эмоциональные волнения и мотивы могут иметь полезное значение в науке и литературе, начинают там, где думают, что человеческая мысль должна иметь и имеет внутри себя свое самообеспечение, так что лишь бы сохранить безукоризненную формальную последовательность и непоколебимое внутреннее согласие с самим собой, — в критерий истинности обеспечить. Но там, где знают, что критерий правильности нашего пути дается лишь проверкой на практике, самообеспечение мысли внутри себя в холодное согласие с самим собой теряют свое обаяние. И тогда с большим интересом отмечаем мы такие практически важные факты, что пережитые и переживаемые нами эмоции помогали и помогают точно запомнить и запечатлеть до деталей среду, в которой протекала в то время жизнь. В порядке само-

наблюдения мы замечаем, что пройденная жизнь вспоминается как по этапам от одного более яркого пятна до другого, причем эти более ярко закрепившиеся в нашей памяти пятна связаны с радостями, горями, приподнятыми интересами, успехами и несчастьями прошлого. Физиологически это значит, что наиболее детально, отчетливо и прочно отпечатлено и закрепилось в наших центрах в особенности то, что пережито с эмоциями радости, горя, интереса, гнева и т. п. А это все те моменты, которые были связаны с работой цикетов и с их влиянием на лабильность нервных приборов. Итак, в периоды повышенной лабильности нервные элементы не только реагируют более быстро и способны воспроизводить приходящие к ним ритмы раздражения более точно, но они и отражают при этом содержание текущей среды более адекватно и воспроизводят запечатленные следы отраженных в прошлом деталей среды более прочно.

Что касается собственно педагогического дела, то практически важно следующее: весело и с живым интересом воспринимаемый урок дает запомнить очень прочно и подчас до замечательных деталей на всю жизнь те факты и мысли, которые составляли его содержание. Скучно и тускло протекающий урок обыкновенно запоминается очень отвлеченно и не вспоминается потом в отдельности. Тщательный и не чрезвычайно разумный педагогизм мог бы требовать изгнания эмоций и их влияния на педагогический процесс, из научного искания, из боевой операции в то время, как они в умелых руках оказывают практическую помощь во всех этих делах.

— —

## ВЫСШИЕ РЕЦЕПТОРЫ

ЛЕКЦИЯ XLV. 111

## ГЛАЗ И ЕГО АККОМОДАЦИЯ

Черепбрум, как головной и главный ганглий рецепторов на расстоянии, неразрывно связан с деятельностью этих последних. Равнодушный, как орган, способный рождать рефлекторные реакции более или менее продолго до непосредственного соприкосновения организма с источниками раздражения, руководясь при этом еще отдаленными влияниями источников раздражения через физиические среды, кора живет вместе с тем в своем распоряжении мощные аппараты торможения и регуляции локомоторной деятельности прочих сегментов тела. Животное, лишенное коры полушарий — таламическое животное, — спешит и чрезвычайно бурно и локомоции, так как у него есть таламус, как сенсорный коллектор, а в распоряжении таламуса есть стриатум, великий древний ганглий экстрапирамидальной двигательной системы. Эти две субкортикальные системы достаточно мощны, чтобы настоять на своем при всех столкновениях со спинальными рефлексам, поэтому поведение таламическо-го животного происходит впечатление совершенной слабости и нормальной нормидации. Однако неудержимая, слепая в своей стремительности локомция такого животного показывает, что здесь нехватает ограничивающего влияния коры, таламическое животное — в точном смысле — уже не есть биологическое существо а физиологический препарат. Таким образом, системы спинальных рефлексов могут авторматизироваться и направляться системой подкорковых ганглиозных ядер, эти последние способны обеспечивать бурную локомоцию, в нормальном же организме она ограничивается, подтормаживается и направляется кортикальными рефлексам, которые опираются на деятельность высших рецепторов — зрения и слуха. Кора большого мозга с ее рецепторами на расстоянии является аппаратом предупредительной рецепции и предупредительных рефлекторных влияний по отношению к контактнм рецепторам и местным рефлекторным приборам прочих сегментов тела. Именно в головных ганглиях и в коре решается дело, пойдет ли животное по полученному сигналу с расстояния на сближение с источником раздражения до контактного соприкосновения с ним, или, напротив, удовлетворенный сигнал с расстояния послужит стимулом к уходу организма от контакта с раздражителем.

**Оптические рецепторы.** В 1589 г. Делла Порти изобрел камеру-обскуру и тотчас уловил аналогию этого прибора с глазом. Этим была поставлена на очередь задача изучения глаза с точки зрения его диоптрики т. е. законов прохождения световых лучей через различные преломляющие среды.

В 1602 г. астроном и геометр Кеплер дал основы геометрической диоптрики глаза.

В 1609 г. Шейнер фактически на бычьем глазе и на глазе человеческого трупа показал, что законы геометрической диоптрики в самом деле применимы к главному яблоку вплоть до получения на дне его (на сетчатке) обратного изображения.

За малым временем, которое дается в нашем распоряжении, я не буду подробно излагать геометрическое построение изображения в глазе. Вы возобновите его в своей памяти по любому учебнику физики. Здесь нам нужно изложить принципы.

Геометрическая диоптрика дает возможность предсказывать судьбу световых лучей после их преломления в светопреломляющих физически средах, когда известны: 1) преломляющие среды (среды 2) кривизны поверхностей раздела между преломляющими средами. Для того чтобы найти по ту сторону преломляющей системы положение точки изображения для заданной точки объекта в точке необходимо и достаточно иметь под руками так называемые ориентирующие лучи, т. е. также два луча из пучка лучей, исходящих от объектной точки, судьба которых после преломления известна, а стало быть, известно и положение точки пересечения их после преломления. Этими ориентирующими лучами в наиболее простом случае могут быть: а) луч перпендикулярный к преломляющей поверхности, и б) луч, параллельный оптической оси, т. е. оси, проходящей через центр и фокус преломляющей поверхности. Первый из этих лучей придет без преломления через центр кривизны преломляющей поверхности, второй после преломления пройдет через фокус. Значит, точка пересечения лучей после преломления известна; она и будет местом изображения.

Таким простым построением нельзя ограничиться, когда дело идет не об одной преломляющей поверхности раздела между средами, но о целой преломляющей системе из нескольких преломляющих сред о поверхностях раздела между ними. При условии, что такая сложная система преломления достаточно хорошо центрирована, т. е. фокусы и центры кривизны отдельных участков системы лежат на одной прямой, можно пользоваться для построения изображения новыми двумя лучами из пучка лучей, расходящихся из объектной точки. Это будут ориентирующие лучи: а) луч, параллельный оптической оси, т. е. оси центрирования, и б) луч, проходящий через передний фокус системы. Такое построение будет называться построением по главным плоскостям Гавесса и крайним фокусам системы. В этом случае точка изображения находится как точка пересечения двух названных ориентирующих лучей после их преломления, ход же их после преломления предопределяется тем, что первый из названных лучей, проходя параллельно оси центрирования (оптической оси) до задней главной плоскости, направляется затем через задний крайний фокус, тогда как второй ориентирующий луч, пройдя через передний фокус до передней главной плоскости, направляется далее параллельно оптической оси. Точка пересечения двух этих лучей дает место изображения.

Главные плоскости о которых мы только что говорили, были введены Гавессом в 1838—1841 гг. с тем, чтобы упростить задачу построения изображения в сложной диоптрической системе, состоящей из многих преломляющих сред. Оказалось, что для каждой такой системы, независимо от степени ее сложности, при одном лишь условии, что она центрирована, существуют два замечательные геометрические места точек, связанные с первым и последним фокусом системы так, что любой луч, исходящий из первого фокуса  $F_1$  и вошедший в систему через первое

геометрическое место  $H_1$ , ведет себя вплоть до второго геометрического места  $H_2$  так, как если бы он в этом промежутке  $H_1H_2$  не терпел более никаких преломлений, но, достигнув второго геометрического места  $H_2$  на том же расстоянии от оптической оси, на котором вошел в систему, направился затем к последнему фокусу  $F_2$ . Только что отмеченные геометрические места, между которыми луч ведет себя так, как будто бы он здесь совсем более не преломлялся внутри системы, и были названы «главными плоскостями» сложной диоптрической системы. На чертеже (рис. 33) они представлены в проекции пунктирами  $H_1$  и  $H_2$ . Само собою разумеется, что световые лучи в сложной преломляющей системе испытывают очень сложные преломления. Но важно практически отмеченное обстоятельство, что как бы разнообразна ни была конкретная судьба луча в сложной диоптрической системе, если только последняя центрирована, луч, направляющийся на последний фокус, выйдет из главной плоскости  $H_2$  как раз на таком же расстоянии от оптической оси, на каком соответствующий ему входящий луч на  $F_1$  вошел в систему через главную плоскость  $H_1$ . Главные плоскости дают возможность считаться только с начальным и конечным состоянием проходящего луча.

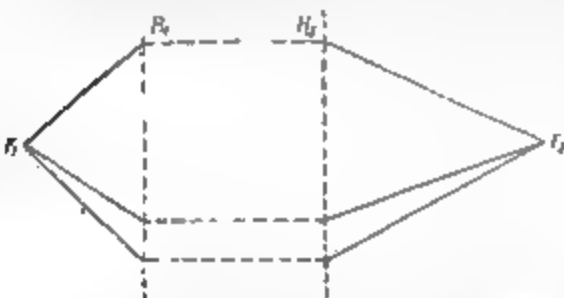


Рис. 33. Фокусы и главные плоскости центрированной диоптрической системы.

Строгая приложимость этого прекрасного метода к глазу зависит оттого, насколько глаз действительно центрирован и, в зависимости от этого, насколько можно установить в нем точное положение главных плоскостей. Реальные глаза всегда представляют различные степе-

пени отклонения от точной центрированности, во-первых, в индивидуальном порядке и, во-вторых, в зависимости от более или менее активного состояния цилиарной мышцы, влияющей на форму хрусталика и одновременно несколько перемещающей его внутри глаза в противовес силе тяжести. Активный глаз в моменты аккомодации для видения близких предметов несколько более центрирован, чем глаз покоящийся, ибо устанавливает хрусталик несколько выше того, чем он ложится в поле силы тяжести при покое цилиарной мышцы. Но и кроме того ось приблизительного центрирования («оптическая ось») в глазу не совпадает с осью физиологически наилучшего видения («зрительная ось») т. е. прямой, соединяющей центр зрачка с желтым пятном сетчатки, — направлением наиболее ясного светового восприятия при дневном освещении. Фактически человек в порядке инстинкта стремится поддерживать свое дневное зрение, подставляя под приходящие лучи именно желтое пятно, так что, когда мы конвергируем глаза на каком-нибудь предмете, то сводим на этом предмете именно зрительные оси. Сейчас мы видим, что зрительные оси, оси наилучшего видения, не совпадают с тем направлением, которое можно было бы принять с приближением за оси центрирования, или оптическую ось. Эта последняя направляется из центра зрачка медиальнее и выше, чем зрительная ось, причем горизонтальный угол между осями достигает значительной величины от  $4^\circ$  до  $7^\circ$ , вертикальный же угол колеблется между  $2^\circ$ – $3^\circ$ . Значит, строгое построение изображения в реальном глазе требовало бы значительных отклонений от приема построений по главным плоскостям.

В обыденной практике лаборатории и клиники можно, однако, исходить из типического, статистического среднего глаза с допущением, что он представляет собой достаточно центрированную диоптрическую систему, удовлетворяющую практически требованиям для упрощений, по Гауссу. Тогда поднимется вопрос, где расположены в таком типичном глазе необходимые для диоптрических построений точки  $F_1$ ,  $h_1$ ,  $h_2$  и  $F_2$  (разумея под  $h_1$  и  $h_2$  точки пересечения главных плоскостей с оптической осью).

Практически удобно и важно знать, к каким анатомическим областям в глазе приурочиваются названные точки, дабы затем предвидеть, согласно схеме, ход световых лучей.

Тщательнейшие исследования Мозера (1844) и Листинга (1847) привели к убеждению, что главные плоскости и точки их пересечения с оптической осью глаза  $h_1$  и  $h_2$  приурочиваются к некоторой области в промежутке между роговицей и передней поверхностью хрусталика. Они отстоят от вершины роговицы приблизительно на  $-1,75$  мм и  $-2,12$  мм, причем мы берем эти величины с отрицательным знаком, чтобы показать, что расстояния от вершины роговицы взяты внутрь глаза. Что касается первого и последнего фокуса  $F_1$  и  $F_2$  (так называемых «главных фокусов» диоптрической системы глаза), то они расположены от вершины роговицы в типическом глазе на  $+13,75$  мм и  $-22,83$  мм. Мы сталкиваемся здесь с важным затруднением: передний главный фокус глаза не может быть приурочен к анатомически постоянной области глаза, ибо он вынесен во внешнюю среду. Как обойти это затруднение?

Два названные германские окулиста предложили воспользоваться следующим указанием Гаусса для центрированной диоптрической системы: если от переднего фокуса отложить внутрь системы заднее фокусное расстояние, а от заднего фокуса внутрь же системы отложить переднее фокусное расстояние, мы получаем две новые замечательные точки  $K_1$  и  $K_2$ , характеризующиеся тем, что луч от объектной точки до передней точки  $K_1$  и луч от точки изображения до задней точки  $K_2$  всегда параллельны между собою. Эти две замечательные точки Гаусс предложил называть «узловыми точками диоптрической системы». На приложенном чертеже (рис. 34) мы укажем две главные плоскости  $H_1$  и  $H_2$  с соответствующими точками пересечения их с осью центрирования  $h_1$  и  $h_2$ . Если переднее фокусное расстояние  $F_1 h_1$  перенести от фокуса  $F_2$  внутрь системы, то получим точку  $K_2$ . Если заднее фокусное расстояние  $F_2 h_2$  перенести от фокуса  $F_1$  также внутрь системы, получим точку  $K_1$ . Эти две точки  $K_1$  и  $K_2$ , «узловые точки системы», обладают тем свойством, что луч из произвольной объектной точки  $O$  до  $K_1$  и луч из  $K_2$  до точки изображения  $I$  будут всегда параллельны между собою. Эти лучи начерчены жирно. Теперь открывается возможность нового построения изображения по следующим трем данным: 1) задней главной плоскости, 2) заднему фокусному расстоянию и 3) узловым точкам. При этом ориентирующими лучами будут а) луч из объектной точки, параллельный оптической оси, и б) луч от объектной точки до передней узловой точки.

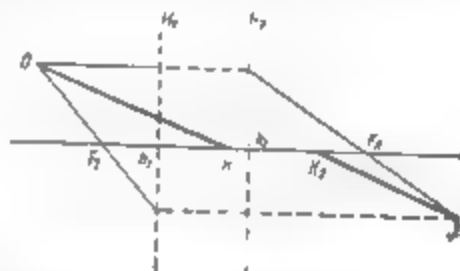


Рис. 34 Главные плоскости и узловые точки центрированной диоптрической системы.

В типическом глазе задняя главная плоскость  $H_2$  лежит от вершины роговицы приблизительно на — 2,12 мм. Задний главный фокус на — 22,83 мм. Передняя узловая точка  $K_1$  на 6,96 мм и задняя узловая точка  $K_2$  на — 7,33 мм. Все нужные для схематического построения точки приурочены достаточно точно к анатомическим определенным местам, и мы можем удобно пользоваться этими последними для ориентировки чертежа.

Как характеризовать количественно преломляющую силу диоптрической системы глаза?

Чем сильнее преломляющая система, тем ближе ее фокус к соответствующей главной плоскости, т. е. тем менее фокусное расстояние системы. Значит, диоптрическая сила ( $n$ ) системы и величина ее фокусного расстояния  $F$  между собой обратно пропорциональны.

$$n = \frac{1}{F}.$$

За единицу преломляющей силы берут преломляющую деятельность линзы с фокусным расстоянием в 1 м

$$d = \frac{1}{f_{\text{метр}}} = 1 \text{ диоптрия}$$

Таким образом, система с фокусным расстоянием в  $\frac{1}{2}$  метра будет иметь преломляющую силу в 2 диоптрии. Система с фокусным расстоянием в  $\frac{1}{3}$  метра будет иметь преломляющую силу

$$n = \frac{1}{\frac{1}{3}} = 3 \text{ диоптрия.}$$

Чтобы выразить силу системы в диоптриях, надлежит взять ее фокусное расстояние в долях метра и разделить единицу на него

В покоящемся человеческом глазе мы имеем фокусное расстояние приблизительно в 15,87 мм. Стало быть, преломляющая сила его

$$n = \frac{1}{0,01587} = 63 \text{ диоптрия.}$$

При жизни глаз изменяет свою преломляющую силу в порядке аккомодации, т. е. приспособления к рассматриванию предметов на различных расстояниях. Замечательно, что глаз по своим анатомическим данным приспособлен к рецепции именно на больших расстояниях и в нормальных условиях выполняет это отправление без всякого дополнительного усилия со стороны своей мускулатуры, т. е. в состояниях «статической рефракции», или физиологического покоя. Когда приходится перейти к рассматриванию близких и ближайших предметов, требуется активное вмешательство внутриглазных мышц, т. е. «динамической рефракции». В порядке аккомодации человек может изменять диоптрическую силу глаза в зависимости от большей или меньшей способности хрусталика поддаваться деформации под действием аккомодационной (цилиарной) мышцы глаза. В юности преломляющая сила глаза может изменяться в пределах 10—14 диоптрий, в более зрелом возрасте — в пределах 3—5 диоптрий, наконец, в старости — в пределах менее 1 диоптрии. По мере затвердевания хрусталика падает возможность аккомодации.

Камера-обскура, с которой с конца шестнадцатого столетия аналогизируется глаз, научает нас тому, как надо поступать для получения точного изображения на ее задней поверхности, соответствующей сетчатке. По-леано, прежде всего, при прочих равных условиях, сократить «круги рассеяния» световых лучей на задней стенке камеры, получающиеся вместо



точечного изображения объектной точки всякий раз, как задняя стенка будет оказываться не в фокусе преломляющей системы. Достигнуть сокращения кругов рассеяния можно очень просто, имея отверстие, через которое пучок световых лучей поступает в камеру. Что зрение становится более отчетливым при рассматривании через маленькое отверстие, это знал практически Киевский богатырь, когда высматривал в кулак поло-  
вечных наездников в степи. В фотографической камере сужению входного отверстия для света служит диафрагма. В глазе такую диафрагму служит *глаз*, радужная оболочка с ее сложной мышцей, частью циркулярного направления (*sphincter pupillae*), частью радиального направления (*dilatator pupillae*). Мышца глазной диафрагмы, как и аккомодационная мышца внутри глаза (*m. ciliaris*), получает свою иннервацию из центральной нервной системы через посредство симпатических ганглиев в следующем порядке.

*n. oculomotorius* → *g. ciliare* →  $\begin{cases} m. sphincter pupillae \\ m. ciliaris \end{cases}$

(сужение зрачка  
и аккомодация)

I—II грудной

сегмент спинного мозга → *g. suprem.* → *m. dilatator pupillae*  
(«центр Будгея» *sympathici*)

(расширение зрачка)

Помимо диафрагмы в камере-обскуре мы добиваемся точного воспроизведения образов на задней стенке а) передвижениями этой последней относительно диоптрической системы постоянной силы или же б) при постоянном расстоянии между задней стенкой и диоптрической системой — изменениями преломляющей силы в этой последней. В животном царстве мы имеем и тот и другой путь аккомодации. У высших рыб и амфибий аккомодация достигается придвиганием и отодвиганием диоптрической системы в сетчатке. Что касается человека и млекопитающих, то еще в 1636 г. Декарт пришел к той мысли, что аккомодация достигается здесь изменениями формы хрусталика. Эта мысль подтверждена экспериментально Максом Лангебексом и Гельмгольцем в XIX столетии. Что именно хрусталик и изменения его формы играют главную роль в аккомодации, доказывается тем, что 1) лишенный хрусталика глаз не аккомодирует, 2) когда атропием парализуется цилиарная мышца, глаз устанавливается на зрение вдаль, остается в состоянии статической рефракции и не аккомодирует, пока длится отравление, 3) если наблюдать сбоку отраженные образы от кривых поверхностей неподвижного глаза то в моменты аккомодации видно, что наиболее наружный прямой образ, отраженный от роговицы, остается совершенно неизменным, следующий за ним прямой же образ, отраженный от передней поверхности хрусталика, сдвигается вперед, ближе к роговице глаза и в то же время уменьшается, наконец, наиболее глубинный обратный образ, отраженный от задней поверхности хрусталика, остается почти на месте и уменьшается. Это значит, что в момент аккомодации происходит подвижка хрусталика, который увеличивает кривизну своих кривых поверхностей и одновременно сдвигается передней поверхностью вперед, так что расстояние от темени роговицы до темени хрусталика убывает, задняя же поверхность хрусталика остается почти на том же месте, ибо за нею следует твердое стекловидное тело (*corpus vitreum*) и податься назад хрусталик, вероятно, не может.

В общем это аккомодационное изменение в хрусталике со времени Гельмгольца понимается, как пассивное изменение формы упругого тела под влиянием деформирующего воздействия со стороны прозрачного соединительно-тканного мешка *ligamentum suspensorium lentis*, в котором хрусталик заключен. Сам по себе в силу упругости своего субстрата хрусталик стремится принять форму двояковыпуклой линзы очень большой кривизны и, будучи вынут из глаза, принимает почти шаровидную форму. По мере возбуждения цилиарной мускулы, как кольцеобразного сфинктера, уменьшается растягивание того мешка, в котором находятся хрусталики, хрусталики в меньшей степени испытывают на себе деформирующее (уплощающее) влияние названного мешка и более или менее приближаются к той большой кривизне, которая ему свойственна в свободном состоянии. Иными словами, при увеличении и при отсутствии возбуждения в аппарате аккомодации хрусталик испытывает на себе статическое деформирующее влияние со стороны мешка *ligamentum lentis*. Это статическое деформирующее влияние выражается в уплощении тела хрусталика. Когда при возбуждении и сокращениях аккомодационной мускулы просвет ее кольца уменьшается, мешок ослабляет тягу и давление на хрусталики, и тогда этот последний увеличивает свою кривизну в порядке возвращения упругого тела к форме равновесия.

Современные средства измерения обнаруживают, что задняя поверхность хрусталика при аккомодации изменяет не только кривизну, но и место относительно роговицы (H a r p o, 1938). И есть указания на то, что хрусталик в физиологических условиях может реагировать сокращениями и растяжениями своего вещества наподобие гладких мышечных волокон (Г и л л е с с о н, 1938).

Спрашивается, каковы те конструктивные условия в глазу, которыми определяется необходимость прибегать к динамической рефракции? До сих пор мы говорили об оптической оси глаза, или оси центрирования, затем о зрительной оси, или оси наилучшего видения. Теперь нам придется говорить о главной оси. Это — понятие, касающееся анатомической размерности глазного яблока (далее идет о расстоянии от задней главной точки до светочувствительного слоя сетчатки).

Мы можем иметь три статистически-типичных случая, предвидимых теорией.

Во-первых, возможна комбинация, при которой диоптрическая сила точно соответствует длине главной оси. Это значит, что фокус диоптрического аппарата в условиях статической рефракции (покоя) находится на светочувствительном слое сетчатки, глаз установлен на рассматривание предметов в параллельных лучах т. е. на неопределенно больших расстояниях. Это так наз. *эмметропический* (т. е. анатомо-физиологически «соразмерный») глаз. Точка наиболее дальнего видения *R* (*retinae remotum*) отнесена в бесконечность.

Точка *P*, т. е. ближайшая точка, могущая быть приведенной в фокус (или фокус аккомодации, или динамической рефракции *proximum*), находится перед глазом на конечном расстоянии. Глаз располагается нормальным районом рецепции на расстоянии от *се* до *P* и значительным районом аккомодации на близких расстояниях.

Во-вторых, возможна комбинация, при которой диоптрическая сила не соответствует главной оси так, что фокус преломляющего аппарата лежит внутри глаза, не доходя до светочувствительного слоя сетчатки. Тут возможны два случая: либо 1) при нормальной преломляющей силе главная ось слишком длинна, либо 2) при нормальной главной оси преломляющая сила чрезмерна. В этих условиях точка отчетливого дальнего видения *R* придвигается к глазу на некоторое конечное расстояние, доступ-

ное зрение в условиях статической рефракции поле оказывается в пределах конечных и, нередко, небольших расстояний, а точка  $P$ , требующая максимальной аккомодации, близко придвинута к глазу. Это мы и пишем  $M$  и  $N$ , или «близоруким», глаз. Доступное ему поле зрения относительно узко, зато глаз очень удобен для рассматривания близлежащих и мелких предметов, потребность аккомодации сокращена.

В-третьих, возможна комбинация, при которой диоптрическая сила не соответствует главной оси так, что фокус преломляющего аппарата лежит вне глаза, по ту сторону светочувствительного слоя сетчатки. Тут возможны также два случая: либо 1) при нормальной преломляющей силе главная ось слишком коротка, либо 2) при нормальной главной оси преломляющая сила недостаточна. В этих условиях точка отчетливого дальнего видения оказывается мнимой, ибо объективные лучи соответствующие при покое глаза сходящимся на сетчатке преломленным лучам, оказываются расходящимися вперед от глаза т. е. пересекающимися зазади глаза. Точка  $P$ , т. е. предел ясного видения в порядке аккомодации, оказывается для этой комбинации далеко вынесенной вперед, и вся область ясного видения оказывается доступною не иначе, как в порядке динамической рефракции. Это так наз. гиперметропический или «дальноворкий», глаз.

Нетрудно понять, что спрос на работу аккомодационного аппарата наименьший у близорукого, наибольший у дальноворкого. В связи с этим опытный анатом может определить на трупе характер уклонения умершего от эмметропии по степени развития цилиарной мышцы. Она почти атрофирована у пожилого близорукого, но гипертрофирована у пожилого дальноворкого.

Очевидно также, что коррекция зрения должна достигаться такими дополнительными линзами, которые компенсируют бы чрезмерную диоптрическую силу близорукого глаза рассеиванием, а недостающую диоптрическую силу дальноворкого глаза — добавочным конвергированием лучей. В первом случае нужна выпуклая (конкавная) линза, во втором случае — выпуклая (конвексная) линза. Степень миопии и гиперметропии может быть удобно определена в диоптриях корректирующей линзы.

Можно также в диоптриях определить преломляющую силу глаза при его статической и максимальной динамической рефракции, и тогда открывается возможность характеризовать в диоптриях же область аккомодации, т. е. доступную в данный момент данному глазу степень приспособляемости преломляющего аппарата от  $A$  до  $P$ .

Привожу ход изменения области аккомодации, как разности  $P-A$  в диоптриях

Возраст	Разность, в диоптриях
10 лет	14
15 »	12
20 »	10
25 »	8,5
30 »	7
35 »	5,5
40 »	4,5
50 »	2,5
55 »	1,75
60 »	1
65 »	0,75
70 »	0,25
75 »	0

Понятно, почему старик, более или менее сохранив свое зрение вдаль, не может видеть иголку в иголку, если он не близорук.

## ОСНОВНЫЕ ИЗМЕРЕНИЯ В ГЛАЗЕ

Предыдущее изложение дало нам видеть, что учение о зрительном рецепторе с конца XVI столетия успешно развилось в весьма точную дисциплину в стиле классической геометрической физики. Великим и до известной степени завершительным памятником этого трехвекового построения физиологической оптики служит знаменитая работа Гельмгольца «Handbuch der physiologischen Optik» (Лейпциг, 1856—1866 гг. Новое посмертное издание с добавлениями Гулльстранда, Криса и Нагеля Гамбург и Лейпциг, 1911 г.) У наших товарищей филологов есть обычай изучать исторические памятники литературы в специальных семинарах, посвящая, например, Аристотелю целый год семинарских занятий. Изучить достаточно глубоко сочинение Гельмгольца по физиологической оптике с учетом его перспектив и того, что сделано в науке после него, это задача, которой надо было бы посвятить специальный семинар в течение учебного года.



Рис. 35. Ход лучей в офтальмометре Гельмгольца.

Здесь, в общем курсе, мы успеем познакомиться с плодами Гельмгольцевских исканий лишь по отрывкам. По поводу тех изменений, которые претерпевает хрусталик в моменты аккомодации, мы знакомимся в практических занятиях с факоскопом, при помощи которого можно удобно наблюдать отраженные образы на кривых поверхностях роговицы и хрусталика с описанными нами передвижками этих образов в моменты вмешательства динамической рефракции. Затем мы знакомимся с бесподобным методом

точного измерения на расстоянии относительных размеров отраженных образов не прибегая к циркулю и линейке. Можно сказать, что вся классическая метрика в пространстве основана на различных приложениях к практике этих двух древнейших измерительных инструментов — циркуля и линейки — при допущении, что всегда возможен перенос и наложение измеряемого отрезка на шкалу и обратно. Как быть, когда требуется измерение с любой степенью точности при принципиальной невозможности контактного наложения принятых единиц меры на измеряемый образ? Такая задача стоит перед нами, когда требуется строго измерить в глубинах глаза величины отраженных образов и изменения этих величин, при прочих равных условиях, в зависимости от изменения кривизны отражающих поверхностей передней или задней поверхности хрусталика. Задача разрешена офтальмометром Гельмгольца с превосходною отчетливостью и тем самым дан новый способ геометрического измерения на расстоянии по принципу смещения образа преломляющую среду. Если мы рассматриваем дальний предмет через толстое, но достаточно прозрачное стекло то рассматриваемый предмет будет смещаться в сторону по мере того, как стекло будет становиться под углом к световым лучам, идущим от предмета к нашему глазу. Постепенно смещаясь в сторону по мере увеличения угла наклона преломляющего стекла к световым лучам, предмет может сместиться для нашего глаза как



также, которые попадали бы в глаз наблюдателя на продолжении  $Oz$ . Тем самым мы будем знать и крайние точки отраженного изображения  $K_1, K_2, K_3, K_4, K_5$ , т. е. также и величину этого изображения для каждой из отражающих поверхностей. По мере уменьшения радиуса  $R$  отраженное изображение все уменьшается, приближаясь к 0. По мере увеличения радиуса  $R$  точка  $K'(\tau, \frac{m}{2})$  приближается к  $S'R \rightarrow L, \frac{M}{2}$ , отражаемое изображение все возрастает, приближаясь к величине самого отражаемого отрезка  $M$ . Очевидно, что нахождение крайних точек отраженных образов от концентрических поверхностей сводится к нахождению некоторого геометрического места точек  $OK_1, K_2, K_3, K_4, K_5, S$ , которое и характеризует собою процесс изменения величины отраженного образа в зависимости от величины радиуса кривизны.

Чертеж дает видеть, что  $\theta$  — угол наклоения видимого отраженного луча к нормали отражающей поверхности — изменится вместе с величиной отраженного изображения  $m$ . Координаты края изображения  $K$  во всем протяжении искомого геометрического места будут  $x, \frac{m}{2}$ . Из отношений между половиной отражаемого отрезка  $\frac{M}{2}$  и половиной отраженного образа  $\frac{m}{2}$  очевидно по чертежу, что для любой из поверхностей

$$\frac{m}{2} = \frac{M}{2} - (R \pm L - x) \operatorname{tg} 2\theta \quad (1)$$

Отсюда мы можем выразить угол  $\theta$  весьма просто в зависимости от величины предмета  $M$  и от расстояния от поверхности  $L$ . По мере приближения  $R$  к 0 изображение приближается к нулю, и выражение (1) дает в пределе

$$0 = \frac{M}{2} - L \operatorname{tg} 2\theta,$$

откуда

$$\operatorname{tg} 2\theta = \frac{M}{2L}$$

и

$$\theta = \frac{1}{2} \operatorname{arctg} \left( \frac{M}{2L} \right). \quad (2)$$

С другой стороны, радиус в качестве гипотенузы всегда удовлетворяет на нашем чертеже равенству

$$R = \frac{m}{2 \sin \theta}. \quad (3)$$

Подставляя значение  $\theta$  из (2) в (3), имеем:

$$R = \frac{m}{2 \sin \left[ \frac{1}{2} \operatorname{arctg} \frac{M}{2L} \right]} \quad (4)$$

Это и есть точная формула Гельмгольца для радиуса кривизны преломляющих поверхностей внутри глаза, в которой величина отраженного образа  $m$  дается со всевозможной точностью офтальмометром, а  $M$  и  $L$  подбираются заранее известными в начале опыта. Это — предмет, отражения которого будут измеряться, и расстояние предмета до глаза.

Мы видим, как под руками Гельмгольца а физиологическая диоптрика достигла, можно сказать, астрономической точности.

К заслугам великого ученого принадлежит также применение Галлеевой трубы для рассмотрения глазного дна. В трубе этой конструкции имеется, во-первых, собирательная двояковыпуклая линза, служащая объективом, и, во-вторых, линза рассеивающая, согнутая с одной стороны, именно в сторону наблюдателя. Это — окуляр. Расчет здесь не то, что достаточно четкий и прямой образ предмета в определенный момент конвергенции соответствующих лучей принимается рассеивающим окуляром с тем, чтобы далее прийти в глаз наблюдателя уже в параллельных лучах.

Гельмгольц предложил воспользоваться вместо двояковыпуклого объектива хрусталиком рассматриваемого глаза с тем, чтобы от него передаваемый образ глазного дна подвергался затем рассмотрению посредством вогнутого окуляра. В трубу между окуляром и глазом устанавливается круглое зеркало с отверстием в центре и с таким расчетом, чтобы отразить зеркалом лучок света от источника, стоящего сбоку, послать его в зрачок и внутрь глаза, отверстие в центре достаточно для пропускания изображения от глаза к окуляру. Если глаз предварительным атропизирован, зрачок очень расширен и на свет не реагирует. Тогда можно с удобством рассмотреть в деталях внутренность глаза.

Мы догадываемся, что в этих условиях, когда роль объектива будет играть сам хрусталик исследуемого глаза, будет возможно судить о диоптрических свойствах этого хрусталика по тем вспомогательным линзам, которые придется вводить в дело в качестве окуляров. Для эметропа могли бы при подходящем освещении непосредственно рассматривать сетчатки друг друга, окуляр мог бы быть заменен прозрачным плоским стеклом. Чтобы видеть сетчатку миопии, эметроп должен применить рассеивающую линзу, которая даст в этом случае сразу и степень миопии. Чтобы видеть сетчатку гиперметропа эметроп принужден применить уже собирательный (выпуклый) окуляр, который даст непосредственно степень гиперметропии. Дело просто, когда наблюдатель обладает эметропическим глазом. Но из затруднения можно выйти и тогда, когда наблюдатель принужден исходить из своего аметропического («несообразного») глаза. Если степень аметропии и а б л ю д я щ е г о глаза известна и равна  $D_1$ , корректирующая же линза, которая фактически потребовалась для рассмотрения чужого глаза, будет  $D_2$ , то эта последняя линза окажется корректирующей не только глаз  $D_1$ , но и глаз  $D_2$ , т. е. наблюдаемый. Это значит, что диоптрической силой корректирующей линзы  $D_2 = D_1 + D_2$ , откуда  $D_2 = D_2 - D_1$ . Если заранее известна статическая рефракция наблюдателя, слабейшая линза открывающая сетчатку наблюдаемого субъекта, дает измерение аметропии последнего.

Картина открывающаяся в глазное зеркало, дает видеть место вхождения артельного нерва с характерным палочковидом его волокон. Это так наз. *papilla nervi optici* с исходящими из нее центральными сосудами сетчатки. Место это в глазу должно быть неслучайно, поскольку здесь нет палочек и колбочек. Старинный опыт Маркотта и служит обнаружению этого «слепого пятна» в глазу и в порядке самонаблюдения. Нанесем на белый бумаге черный крестик и рядом с ним на некотором расстоянии черный кружок. Установим эти изображения горизонтально и так, чтобы крестик лежал медially от кружка в поле зрения нашего глаза. Фиксируя в поле ясного зрения крестик, мы видим в боковых лучах также и кружок. Если при этом то придавать, то отодвигать бумагу с изображениями от глаза, то при совершенно определенном расстоянии удаляемся момент, когда кружок вдруг выпадает из

рецепции, с тем однако, что при дальнейшем сдвиге он появляется в боковых лучах оптики. Это значит, что слепо по горизонту и медальнее от конца зрительной оси в глазу оказывается слепое место. Это и есть место вхождения зрительного нерва с сопровождающими его сосудами.

Если двое людей будут рассматривать друг у друга глаза зрачок и зрачок, то тот и другой будут в порядке инстинкта подвигаться под входом через зрачок лучи место наиболее отчетливого видения в дневном свете. Иными словами, зрительные оси того и другого глаза в этих условиях совпадут и концами окажутся в некоторой особой области глазного дна, так называемой *fovea centralis*. Это — углубление, у человека достигающее в диаметре 0,2–0,4 мм, окруженное ореолом, достигающим в диаметре в общем до 1–2 мм и характеризующимся отсутствием кровеносных сосудов и как бы редукцией некоторых слоев в сетчатке (V и VII). Зато так называемый мозаичный, собственно светочувствительный слой сетчатки (I), представлен здесь исключительно колбочками, связанными с цветной рецепцией. Область эта представляется более светлой посреди прочих сетчатки. На трупе она желтеет и потому получила у анатомов название «желтого пятна» (*macula lutea*).

Я не буду останавливаться на гистологии сетчатки. Она дается вам подробно в другом курсе. Напомню только сравнительно-анатомическую аналогию в стратиграфии сетчатки и коры полушарий головного мозга. Она напоминает нам о близкой генетической связи оптического рецептора с аппаратом полушарий. Обыкновенно различают до 8 слоев сетчатки, считая от анатомической периферии глаза и внутренней камеры его и стекловидному телу:

- I Слой пигментного эпителия
- II Мозаичный слой  
*membrana limitans externa*
- III Внешний ядерный слой
- IV Внешний молекулярный (или ретикулярный) слой
- V Внутренний ядерный
- VI Внутренний молекулярный (или ретикулярный) слой
- VII Гемглиозный слой
- VIII Слой зрительных волокон  
*membrana limitans interna*.

Однако, специальные клеточные слои сетчатки заключены между граничными мембранами. Палочки и колбочки имеют свои ядросодержащие клеточные тела в III и IV слоях, продолжают свои дендриты до V слоя, тогда как в мозаичный слой они продолжают свои отростки, заслужившие им столь специальное название и имеющие теснейшее отношение к фотохимической рецепции.

Попытки подсчитать относительные количества различных морфологических элементов сетчатки привели к следующим схематическим соотношениям. На 23 000 000 палочек и 4 000 000 колбочек у человека насчитывается около 1 000 000 волокон *nervi optici*. Это говорит о том, что принцип общего пути, как принцип нервной координации, имеет место в сетчатке и в особенности для аппарата палочек. И это говорит вместе с тем о том, что сетчатка не есть пассивный приемник для внешних воздействий, но активный рецептор, идущий навстречу своим адекватным раздражителям подобно тому, как мы видели это для тактильных рецепторов, для хеморецепторов и, как увидим, для слуха. О том, что зрительный рецептор является активным работником еще в своих микроскопических приборах, с особенною наглядностью говорят так называемые ретиномоторные явления в глазу. Боудин в 1876 г. установил картины надвигания пигментного эпителия на палочки и колбочки иногда до самой *membrana limitans externa* во время усиленной работы сетчатки.



Затем Ангелуччи и Гендерсхтор в 1882—1884 гг. отметили сократительные реакции «моллюсков» у колбочек по поводу более или менее значительного освещения последних в сетчатке. Энгельман в 1885 г. показал, что эти сокращения колбочек могут возникать рефлекторно в затемненной сетчатке по поводу освещения другой, симметричной сетчатки. Они могут получаться также от освещения кожи, от электрического раздражения более или менее отдаленных нервов, от стрихнинного отравления. Нам понятно значение активности рецепторного прибора для обострения впечатлительности или, напротив, для угнетения ее. Мы знаем, что и та и другая реакции в нервной системе могут иметь и имеют координирующую роль, и там, где организован механизм общего пути, они должны быть прямыми посредниками координации.

Признаки типичной нервной координации в деятельности сетчатки с участием обеих типичных сторон координирующего процесса — аккадтации и сопряженного с ним торможения — мы имеем в явственных приспособлениях фоторецепторов глаза к текущему световому раздражению с обострением зрительного различения в одном случае и с угнетением его — в другом.

## ЛЕКЦИЯ XXX

## ТЕОРИЯ ДВОЙСТВЕННОСТИ ЗРИТЕЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ

Если внимательно проследить то, что мы можем видеть в боковых лучах нашего зрительного поля, то открывается, что различение свето-темных контрастов и постепенных переходов от света к тени достигнуто в довольно высокой степени еще и здесь, на краях сетчатки и вдали от *macula lutea*. Но различение цветов здесь уже отсутствует. Для того, чтобы более строго определить границы бокового зрительного поля, в пределах которого возможно свето-тенивое и цветное различение, удобно воспользоваться прибором Фёрстера и Ауберта, получившим в лабораториях переносное название «периметра». Голова исследуемого глаза устанавливается неподвижно, зрительная ось  $OO^1$  (рис. 37) упирается неподвижно в некоторую точку  $O^1$  на черной доске, эту точку принимают за центр и за проекцию начала полярных координат на доску и следят, под каким углом к зрительной оси еще возможно различение в боковых лучах, когда маленький предмет различной окраски передвигается на фоне черной доски более или менее далеко от центра. Измерению подвергаются две координаты: расстояние до предмета по боковому лучу  $r$  и максимальный угол к зрительной оси  $\vartheta$ , при котором предмет исчезает из бокового поля зрения. Повторяя такие измерения для всех четырех квадрантов на доске вокруг центра  $O^1$ , получаем некоторый предельный контур, или периметр, характеризующий границу боковой рецепции того предмета, который применялся в опыте. Когда, при прочих равных условиях, предмет будет различной окраски, можно будет получить для глаза целую группу концентрических периметров, характеризующих относительные границы боковой рецепции для лучей различной длины волны. Периметры эти обнаруживают индивидуальные колебания, но типичны в том отношении, что различение цветное сосредоточивается в особенности вблизи от *macula*

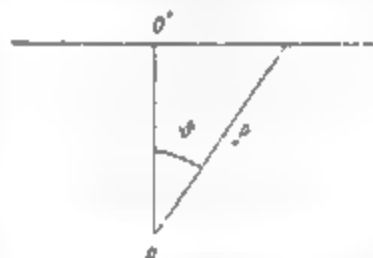


Рис. 37. К построению зрительного периметра в полярных координатах. Объяснение в тексте.

*lutea*, границы различения для зеленого значительно уже, чем для красного, еще уже, чем для желтого, а периметры желтого и синего более или менее скрещиваются своими границами. Ахроматическое зрение, которому доступно различение лишь свето-тени, выходит довольно далеко за границы хроматического (цветного) зрения. Примерный периметр человеческого глаза значительно расширяется латерально и вниз, т. е. к виску, и продольно — сравнительно узкой полоской медиально и вверх, т. е. к переносице (см. рис. 38). Если вспомнить, что периферия человеческой сетчатки в качестве светочувствительных элементов располагает почти исключительно палочками, что по мере перехода к более центральным частям сетчатки к палочкам примешиваются колбочки в возрастающем количестве, а в центре *macula lutea* имеются только колбочки, то мы приходим к естественному выводу, что ахроматическое зрение связано с палочками, цветное же по преимуществу с колбочками. В 1866 г. Макс Шулц, в 1884 г. Парийо и в 1894 г. Кривз последовательно развили теорию двойственности зрительного аппарата, согласно которой с палочками связано сумеречное и ночное зрение, опирающееся исключительно на различение света и тени, дневное же зрение связано с колбочками и специализировано на различениях цветов солнечного спектра.



38 Периметр правого глаза

В пользу обособленности и специализации двух аппаратов в области зрения говорят следующие наблюдения.

1. Так наз. феномен Араго, или обособности видения на ночном небе глаз, успевший адаптироваться к темноте, обнаруживает, что мелкие звезды различаются лучше именно в боковых лучах зрения, тогда как различение обложившихся между собой звезд теряется, и они начинают сливаться в обобщенные пятна,

как только на них будет наведена *fovea centralis*.

2. Так наз. феномен Пуркинье наиболее светлую часть спектра днем представляются нам желтые и красные полосы, ночью же ими оказываются зеленые и голубые полосы. Ночью красный околыш кажется черным, а синий — белесоватым или светлосерым.

3. Когда в патологических случаях развивается так наз. скотома (от греческого слова *scotos* — «темнота»), т. е. местный выпад деятельности сетчатки, то именно «центральная скотома» сопровождается в качестве типичного симптома «цветной слепотой» (неспособностью различать цвета), и, в то же время, на вопрос, где наиболее светлые места в спектре, пациент указывает зеленые и голубые полосы.

В пользу обособленности аппарата палочек в сетчатке говорили, как будто, и то открытие, которое сделано было в 50-ых годах XIX столетия, что в палочках есть специфическое светочувствительное вещество «зрительный пурпур» или, как иногда его называли, эритропсин (от греческих слов *erythros* — «красный» и *ops* — «глаз»). Болль в 1876 г. и Кюне в 1879 г. были родоначальниками фотохимической гипотезы, согласно которой в основе зрительной рецепции лежит фотохимическая реакция, а наводящим моментом на эту плодотворную мысль послужило обнаружение только что названного вещества. Болль видел, что оно

обесцвечивается на свету в течение 5—15 мин, но возобновляется в темноте в течение 1½—2 часов. К юнсе удалось это вещество и видеть, что оно растворимо в жидких кислотах, их солевых солях, оно очень прочно при высушивании, трудно подвергается окислению и окислению, разрушается минеральными кислотами, щелочами, спиртом и т.д. в форме, фиксируется 4% раствором квасцов. Это последнее обстоятельство еще раз обилие работу глаза с работниками обкурки на этот раз уже фотографической. К юнсе попросил фиксировать живыми зрительными образами на сетчатке, в самом деле получил стационарные снимки резко контрастных свето-теневых образов. вроде опыта с его прототипами на фоне светлого неба, и притом тем самым в значительной степени широким кругом. Мне вспоминаются крымские романсы, и тогда я еще от та же море детства в которых черпал вдохновение неслучайно из окрестной Кюне. Там разговаривать, как глубоководных сел 1 витель раз кивал на сетчатке жертв портретных опечатки убойцы и как это ему удалось. Оставаясь мысль, выходящая из толстых изюмы, ставя из правды, но тогда же шаржированная прототипы в фантазии. Остаток зрения, как назвал Кюне свои снимки до адекватной физиологической теории зрения конечно расстояние от юнсе. Было видно что на отряде в та же отекли плодотворная и полная дилекция прототипов адекватных кая и идущая. Но в той редакции как она зарождалась у Кюне, физиологическая компетенция до поры до времени содействовала к расхождению аппарата. Иллюзии из аппарата зрения в целом, чем обобщенному пониманию работ последнего.

Скоро мы вернемся к физиологической компетенции зрения в целом, а пока закончим речь по поводу теории дилекции зрительного аппарата. В пользу ее важное подспорье в материальном в значительной мере факте в наличии чистого полочного аппарата сетчатки у животных, растительноядных и в чужом образе жизни, и в прототипах колбочковой сетчатки у животных, производящих жизнь преимущественно на солнечном свету. У растений, у амфибий так же, как и у сетчатки имеют исключительно колбочковый аппарат. У крысы, у ежей, у ночных хищников — исключительно палочковый аппарат. Для того, однако, чтобы утверждать, что крог или же не раз полагают такими физиологическими различиями в среде — какими раз полагают такие же человек требуется специальные исследования и доказательства. В настоящее время имеются хорошие методы для разрешения в просов этого рода. Это, во-первых, электрофизиологическое наблюдение того, получают ли более или менее различающиеся токи действия в нервных окончаниях глаза при раздражении сетчатки светом различных окрасок. Во-вторых, метод дрессировки в какой мере можно научить животное данного вида атаковать на расстоянии содержащий пищу мясочки определенных дифференциальных окрасок? В-третьих, прекрасный метод усиленных рефлексов с применением в качестве стимулирующих сигналов на расстоянии вспышек различной яркости. Грундфес и другие, определили для лучей различной длины пороговые количества энергии, требующиеся для начала действительной реакции рыбой *Lepomis* мог установить весьма различные зависимости для дневного и для сумеречного зрения. Форма токов действия сетчатки характеризуется характерным образом и зависимостью от длины волны раздражающих световых лучей тогда как она в широких пределах остается независимой от силы освещения. Как показал Коэльера у ш. эти точные признаки цветного различения особенно выразительны в сетчатке дневных птиц, гораздо слабее у амфибий, у собак и кошек. Принципиально всегда возможно, конечно, что у тех или иных животных видов способность дифференциального различения в среде окажется выше, чем

у человека. Мы это видели для объяснения у бабочек, когда говорили о поправительной рецепции последних следов специфически пахучих веществ, чтобы ориентировать по ним текущую локомоцию. К а л и н е р по методу дрессировки обнаружил в 1949 г., что собака может различить присутствие или отсутствие изовалериановой кислоты в смеси вкусовой приливной, капроновой, масляной и п-валериановой кислот. Это свидетельствует об этом текущем поведении. Мы с вами знаем несколько людей, распознает в лесу «чужих» — тем же объяснением, дорогу к жилью или приближение зверя. В специальных опытах было показано, что собака очень точно различает безымянный алысод и п-трибензол, и искусственный мускус и естественный мускус. Эти объяснительные различения лежат далеко за пределами человеческой рецепции. В о л ь ф показывал тем же методом дрессировки, что рыбкам голышами (*Rhinichthys laevis*) доступно различение двадцати четырех окрасок. Для черепах установили, что активное различение двенадцати окрасок. Иперица различает по крайней мере восемь спектральных цветов. В а г н е р, 1952, Б о й т у з и н к, 1953.

И ключительно палочковые сетчатки мы находим у акуловых, у псиссировки (*Atthispotes*). Напротив у рептилий имеются только колбочки. У птиц колбочки преобладают. Из многоклеточных аппарат колбочек подвергается редукции у многих животных. Само собою разумеется, что когда дело идет о мрфологически закрепленных данных организации, определяющим фактом является наследственность. В таком случае всегда возможным также к объяснению, что животный вид наследственно усиленный закрепить в себе выведенный от предков с ночным образом жизни сетчаточный аппарат с редуцированными колбочками, может, однако, выступить на путь упражнений цветного различения и цветной рецепции. Тогда возможно положение, что животное, обладающее палочковой сетчаткой, будет обнаруживать, однако, в той или иной степени способность цветного различения.

Такой случай мы имеем, повидимому, у кошки. На первый взгляд чрезвычайно удивительно, что у этого столь осторожного домашнего хищника имеется только палочковый аппарат. Физиологически можно установить, что цвета кошка более или менее удовлетворительно различает рядом с превосходным сумеречным зрением. Что касается последнего, то оно является характерной чертой всего рода *Felis*.

Возвращаясь к вопросу о двойственности зрительного аппарата, мы видим, что подходя к нему с широкими зоологическими масштабами и палеонтологических перспективах, следует считать, что М а к с Ш у л ь ц е, П а р я н о в и К р и з а нацелили важную анатомо-физиологическую зависимость, различия, даже и по субстрату, приборы свето-теневой и трематической рецепции. Но зависимость эта, как почти все зависимости между формой и функцией, не дает оснований для формальных решений, будто раз нет колбочек, не может быть и цветной рецепции.

Когда мы касаемся зависимости между анатомическим морфосом и физиологической функцией, то надо помнить, что и та и другая стороны в этой зависимости являются факторами изменчивыми и текущими, причем их взаимная связь и обусловленность таковы, что ведущая роль и значение аргумента в происходящих изменениях то переходит к морфосу, то оказывается подвижной и плавающей. Дело пойдет, в конце концов, о том, что изменится скорее и в более коротких интервалах времени отправления ли, чтобы поспеть за собою перестройку формы, или форма, чтобы определить след за этим преобразованием отправления. В истории развития может и имеет место и то и другое.

Еще один существенный мотив для признания двойственности зрительного аппарата и для противопоставления свето-теневого рецептора

хроматическому и обратно черпаем мы из следующего наблюдения Г. Э. Мюллера (1923) и затем Н. И. Пинегина (диссертация, 1934).

Мюллер заметил, что накопление зрительного пурпура в палочках, имеющее место с переходом в темноту и играющее существенную роль в приспособлении глаза к зрению в темноте (темновая адаптация), угнетается, если будут в то же время возбуждаться колбочки. Когда имеется палочковый слепота, т. е. аппарат цветоного зрения не действует, накопление пурпура в палочках идет быстрее. Отсюда и проистекает особенно высокая свето-теневая впечатлительность повышенная острота различения свето-теневых переходов в среде и ускоренная адаптация к темноте, свойственная именно колбочковому слепоту. Н. И. Пинегин установил, что типичная реакция сужения зрачка при освещении колбочкового аппарата в *fovea scialis* испытывает торможение, если свет распространяется по сетчатке в стороны, т. е. одновременно с аппаратом колбочек стимулирует и палочки. Отсюда автор делает вывод, что возбуждение палочек действует тормозящим образом на эфенты, иннервируемые о колбочек. Итак, аппараты колбочек и палочек, т. е. цветоного и свето-теневого зрения могут оказываться в типично реципрокных отношениях между собою — возбуждение одного из них в порядке сопряженного торможения угнетает другой. У Мюллера возбуждение колбочек сопряженно тормозит аппарат палочек, у Пинегина возбуждение палочек сопряженно тормозит аппарат колбочек. Иными словами, текущая нервная активность может быть сосредоточена на рецепциях и различении свето-теней и тем самым временно снята с очереди различающая рецепция цветов. Я думаю, эти зависимости сразу напоминают вам те координирующие реципрокные соотношения, которые открылись вам в такой выразительной форме в области спинно-мозговых рефлексов. Определяющий механизм для них мы увидели в конвергенции нервных путей к исполнительным приборам и в принципе общего пути. Количественные отношения между нейронами в последовательных цепях их по слоям сетчатки составляют предпосылку и для сетчатки координирующие влияния общего пути. Мы и видим их выражение в реципрокных отношениях между установками центров то на дневное, то на сумеречно-ночное зрение.

Если бы в нашем распоряжении не было этих убедительных своей наглядностью перестановок зрительного аппарата то на доминирование цветной рецепции с признаками сопряженного торможения для сумеречной рецепции, то на доминирование свето-теневого рецепции с признаками сопряженного торможения для цветной рецепции, подобной динамике реципрокных соотношений в сетчатке можно было ожидать уже на количественных отношениях между собственно светочувствительными клетками сетчатки и ганглиозными ее клетками, синапсизирующими со сетчаткой в мозговой ствол.

Реципрокные зависимости между палочковым и колбочковым приборами прослежены и подтверждены также учениками Л. А. Орбелли — А. В. Лубедикским, С. М. Дюшесовым и Л. Т. Загуровым в 1934 г.

Открытие зрительного пурпура, его выпячивания при действии света и его возобновления в темноте послужило толчком к развитию одной очень важной концепции в физиологии, которая в свое время произвела большое впечатление и надолго заняла мысль ряда ученых. Средина XIX столетия была эпохой проникновения в разнообразные отделы естествознания одной из самых общих теоретических идей — идеи динамического равновесия. Оплодотворила некогда новые проблемами и открытиями класси-

ческую механику, проникнув в первой половине прошлого века в химию, в середине столетия она руководила мысль в различных направлениях — в термодинамике, в зарождающейся теории растворов и в учении об электрическом поле и токе и др. Клод Бернар (1856) положил начало биологическому учению о том, что жизнь должна рассматриваться, как некоторое устойчивое состояние баланса противоположных направленных процессов ассимиляции и диссимилиции, трофицитета и разрушения. Динамическое равновесие предполагает одновременное и соотнесенное протекание тех противоположно направленных реакций, которые входят в его состав. Великий французский физиолог и представил процессы ассимиляции и диссимилиции текущими в норме одновременно. Существенно новая черта вошла в учение о физиологическом балансе, когда зародилась мысль, что он должен представлять собою принципиально колебательный во времени процесс, компоненты которого постоянно рождаются, так что в каждый отдельный момент имеется одностороннее протекание то ассимиляторной то диссимилаторной фазы и каждая из этих фаз появляется именно потому, что перед этим только что имело место неэquilibrированное преобладание фазы противоположной. В этой редакции учение о физиологическом балансе было развито Эвальдом Герингом в 1894—1897 гг. а затем физиологом Рихардом Авербахом (1898) и физиологом Ферриером (1892). Полностью отдать себе отчет в существенной разнице представления о жизненном балансе по Клоду Бернару и по названным авторам. Вкратце эту разницу можно охарактеризовать так: по Бернару питание и трофика тканей животных параллельно и неразрывно с ее работой, и если в данный момент наблюдается подъем ассимиляции, то это потому, что ее вызывает поднимающаяся рабочая диссимилиция и именно потому, как в химическом равновесии, согласно Бертолле, в реакции накапливается именно то, что удаляется. По Эв. Герингу и его последователям, в каждый отдельный момент жизнедеятельности протекает или фаза диссимилиции вытесняя собою своего контрагента — ассимиляцию, или фаза ассимиляции вытесняя диссимилицию, лишь в последовательности предыдущая ассимиляция может вести к последующей диссимилиции и наоборот. В балансе по Герингу, ассимиляция и диссимилиция представляемы принципиально несовместимыми в один и тот же момент, по существу своему противопоставленными во времени. Не удивитесь тому, что я уделяю много времени этим, может быть, слишком тонким противопоставлениям. Они для нас очень важны. В другом месте в лекциях об утомлении (Физиология двигательного аппарата, Л., 1927) я освещаю подробно, какие последствия вытекают из концепции Геринга для учения о возбуждении и его минимонепременном спутнике — истощении и о торможении, как возврате к нарушенной ассимиляции.

Теперь, по поводу выпячивания артериального пурпура под действием света и по поводу его исчезновения и то время, как в условиях зрения на солиде зрачок сужен и проникающий в глаз лучок лучей сосредоточен на *fovea centralis*, можно было бы дидактически так удобно и просто излагать дело, указывая, что торможение сумеречно-далекого аппарата и происходит оттого, что он в данный момент занят ассимиляторным восстановлением истощенных потенциалов, подготовляясь к очередной работе в следующий момент, когда истощится в свою очередь аппарат колбочковый.

Вы знаете, что с нашей точки зрения торможение представляет собою выражение рабочей нервной активности и имеет прямое координирующее значение именно потому, что протекает с такой же настойчивостью и срочностью для эффектора, как и импульс возбуждения. Мы говорим, что

торможения в том или ином месте ткани сопряжено с возбуждением в другом месте той же ткани, поскольку торможение поддерживается влиянием этого возбуждения. Торможение палочкового аппарата мы характеризуем как сопряженное с возбуждением колбочкового аппарата, поскольку можем доказать, что именно возбуждение последнего обуславливает срочное угнетение активности в палочках. Торможение вообще и сопряженное торможение в частности происходят не оттого, что очередной нервный импульс заставляет эффе́ктор недееспособным, но оттого, что он активно срывает с очереди или трансформирует то возбуждение, которое заставляет в эффе́кторе.

Восстановление пурпура в тени соответствует по времени образованию адаптационного процесса, который регулируется, несомненно, нервными импульсами, т. е. нервными же импульсами может и тормозиться.

Спрашивается, как представлять себе выпетание зрительного пурпура под действием света? Затем если зрительный пурпур связать с палочками, то как представлять себе фоторецепцию в колбочках?

При ближайшем изучении оказывается, что зрительный пурпур в растворе пропускает без поглощения красные и фиолетовые лучи, но поглощает промежуточные, в особенности те, для которых длина волны  $\lambda = 540 - 560$  м $\mu$ . Это — область спектра, отвечающая полосам от зеленой до цианблэу. Поглощая эти лучи, пурпур претерпевает химическое изменение, ведущее к тому, что полосы поглощения постепенно перемещаются в области более коротких волн. Как показал Гартен (1919) по мере поглощения световых лучей зрительный пурпур превращается в зрительную желть, способную поглощать лучи  $\lambda = 410 - 415$  м $\mu$ , т. е. уже фиолетовые. Зрительная желть, в свою очередь, переходит в зрительный белый (Тридеденбург, 1906). Возможно, таким образом, что поглощение света сопряжено а) со сложной реакцией постепенного изменения самого поглощающего пигмента в сетчатке или б) с изменением поглощательной деятельности по мере снижения концентрации пигмента (Вейгерт, 1922).

Что фоторецепция связана с химическими изменениями в сетчатке, это очевидно из того, что под влиянием освещения реакция в ней сдвигается в одну сторону. При этом отмечается освобождение фосфорной кислоты, которая, может быть, увеличивает проницаемость пограничных слоев зрительного эпителия. Кислая реакция влияет также на просвет капилляров, а ограничение кровоснабжения влечет снижение возбудимости зрительного эпителия, тогда как гиперемия может вести к повышению его возбудимости (Эббеке, 1921). Отсюда пути адаптации, т. е. к самоограничению начавшейся активности в субстрате, своими собственными продуктами в возбужденном состоянии субстрат пользуется, как ограничивающим фактором для дальнейшего углубления возбуждения на месте.

Может быть, здесь будет уместно и бесполезно остановиться на минуту на двух понятиях и терминах, возникших в области физиологической оптики и получивших затем довольно широкое применение в других областях физиологии с изменением первоначальной отчетливости в своих границах. Я имею в виду два латинских термина: адаптация и аккомодация. Под адаптацией в физиологической оптике так же, как в учении о температурной и тактильной рецепции, разумеют высоко своеобразный процесс, в силу которого монотонный раздражитель более

или менее быстро перестает производить первоначальную реакцию в субстрате и тем самым не только перестает служить помехой для рецепции других очередных импульсов в среде, но может служить еще и расширению сравнительной рецепции и оценке этих последних. Рука, погруженная в воду  $14^{\circ}\text{C}$ , довольно быстро перестает ощущать холод, вместе с тем приобретает возможность отправляться от этого кожно для нее температурного уровня, как бы индифферентного, для сравнительной рецепции температурных колебаний и равн  $14,5$  и  $13,5^{\circ}\text{C}$ , которые давали бы одинаковые ощущения холода, пока рука отправлялась от  $20^{\circ}\text{C}$ . Подобно температурной и тактильной адаптации в области кожных рецепторов, и для глаза, с переходом в темноту к ямату, наблюдается довольно быстрое «привыкание» к монотонному действию темноты, первоначальное впечатление черноты сменяется некоторым более или менее индифферентным фоном, на котором начинается различение светлых предметов и, как мы видели на феконке Аргаго, различение подчас более острое, чем это было при дневном освещении. Адаптация — это установившаяся низкого уровня для отсчета автоматически производимая сдвигая, по смыслу своему подобная той что продолжит математичекие перемещая координатные оси применительно к изучаемому геометрическому месту что мы получить для этого последнего точную характеристику в каноническом виде. Что касается аккомодации, то под ней мы разумим в смысле приведенное на фекс изображение от объектив тчки ради набежения круга в рассеянии от одновременно приходящих лучей и ради изсежения дисками видимого предмета в условиях бикукулярного зрения. Говоря абстрактно, и адаптация и аккомодация могут быть переведены по-русски словом «приспособление». Но мы видим, как различны они и по смыслу реакции и по аппаратам, которыми они производятся. За адаптацией мы предполагаем последовательные химические изменения в реагирующем субстрате при прочих равных условиях складывающиеся по мере затянувшегося действия монотонного раздражителя. Реакция — некоторыми чертами родственная «привыканию» и «иммунитету». За аккомодацией мыслится динамическая рефракция и конвергенция глаз применительно к рассматриваемому предмету.

С легкой руки Нериста «аккомодация» стали называть постепенно нарастающуюся под действием повторительных раздражений сдвиги в раздражаемом мерве влекущие за собою изменение его возбудимости для пущего раздражителя, не имеющие характера утомления или патологического замедления и несущие признаки физиологического приспособления. С другой стороны, «адаптация» иногда называют всякое повышение возбудимости ткани по отношению к приложенному и ней раздражителю. Очевидно это менее точная и менее требовательная терминология, чем та, которая была развита в учении об оптической и кожной рецепции. Придется хлопотать о терминологических уточнениях.

Возвратимся, однако, к зрительному пурпур и к свето-тепловому (сумеречному) спектру периферических частей сетчатки. Очень точное исследование Виктора Аяри и Ларгье-де-Банселя (1911) дало возможность проследить под действием световых лучей с длинами волны от 600 до 440 микрон изменения трех следующих процессов: а) выцветания зрительного пурпура, б) поглощения света и в) энергии, требующейся для наступления порога световой рецепции в глазе. Ход изменения этих процессов в зависимости от длины световой волны выразился в кривых, опускающихся и поднимающихся почти параллельно (конгруэнтно), так что наибольшее выцветание палочкового пигмента приходилось приблизительно



на тот же район  $\lambda = 540 - 486$  м $\mu$ , где отмечается и наиболее низкий порог световой впечатлительности и где, в то же время, поглощение света пигментом наибольшее.

Впоследствии Венабль (1924) и Хект (1924) установили еще и еще раз параллелизм кривых абсорбции света зрительным пигментом, скорости выцветания этого пигмента под действием света и так наз. сумеречной светочувствительности спектральных лучей различной длины (т. е. того впечатления относительной светлости, которое производится различными участками спектра в сумерки).

Стало ясно, что те лучи спектра, которые наиболее поглощаются зрительным пурпуром, ведут к наиболее быстрому его выцветанию, а, вместе с тем, производят впечатление наибольшей светлости в условиях сумеречного зрения. В дополнение к этому Энгельквист проследил параллелизм скорости адаптации к темноте со скоростью накопления зрительного пурпура (1919).

Параллелизм между кривой относительного поглощения зрительным пурпуром отдельных участков спектра, кривой относительной видимости и кривой относительного количества энергии приливаемого светочувствительного вещества при действии света, был подтвержден в условиях новейшей методики американскими исследователями Часом и Хегом, Людвигом и МакКарти в 1938 г.

Таким образом, было получено экспериментальное доказательство старинного предположения «Lux non agit nisi absorptus» (свет действует только там, где поглощается).

Могла быть точно измерена и пороговая величина световой энергии, требующаяся для возникновения слабой зрительной рецепции. Оказалось, что для получения слабейшего светового впечатления от лучей разной длины волны требуется такое количество энергии света, чтобы поглощенное пурпуром количество было постоянно. Это пороговое количество энергии для сумеречного прибора оказалось

$$5 \times 10^{-12} \text{ эрга}$$

Здесь уместно напомнить, что для кожного рецептора пороговая энергия оказалась

$$38 \times 10^{-12} \text{ эрга (Ц в а р д е ж а к е р).}$$

Что касается палочкового прибора, то по светочувствительности он оказывается приблизительно в 3000 раз чувствительнее самой светочувствительной фотографической пластинки. Но как в фотографической пластинке, так и в приборе палочек сетчатки реакция на свет получается постольку, поскольку свет встречается на месте вещества, достаточно быстро его абсорбирующее, тем самым и быстро под его действием изменяющееся, вместе с тем реакция в обоих случаях получается постольку, поскольку светочувствительное вещество на месте встречается со световыми лучами определенной длины волны т. е. определенной частоты колебания во времени. Может быть, с наибольшей отчетливостью выступает здесь перед нами значение адекватности между физиологическим рецептором и физико-химическим действием раздражителя. Для того, чтобы данный световой раздражитель т. е. световой луч определенной длины волны и определенной частоты колебаний, мог вызвать физиологическую реакцию в данном субстрате, он должен встретить в этом субстрате достаточный фотохимический резонанс. В следующий момент за этим фотохимическим действием в пигменте начинается уже та первичная физиологическая

реакция в считатке, которую мы назвали ретиномоторною реакцией: палочки удлиняются, а колбочки сокращаются (Энгельман, 1885; Гершог, 1945; Диттлер, 1967). Так же адекватный раздражитель вызывает и соответствующую реакцию с тем, чтобы разустраиваться далее в виде нервных сигналов к центрам мозгового ствола.

### ЛЕНДЛЯ XXXI

#### УСЛОВИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ФОТОРЕЦЕПЦИИ

В предыдущей лекции мы видели, что свет производит свое фотохимическое действие только там, где поглощается, т. е. где лучи соответствующей длины волн в частоты колебаний вносят в субстрат свою энергию. Лучи спектра физиологически действуют настолько, насколько поглощаются окрашенными веществами организма. Так образуется адекватный раздражитель во внешней среде для физиологического субстрата рядом со множеством других, однородных или весьма близких по природе своей внешних факторов, остающихся индифферентными для физиологического субстрата, поскольку они неадекватны для его рецепторов. Такие внешние факторы, которые не находят достаточного доступа к организму, не имея адекватного действия на его рецепторы, остаются внешне, потенциальными раздражителями и для организма, но объективно уже с другими физиологическими последствиями и другими реакциями животного. Так не получив доступа для своих дальних влияний с больших расстояний и мозга живя тесно за отствием или выпадом адекватных рецепторов в головных сегментах и последнего, железнодеревянный повод может превратиться вдруг и неожиданно для слепого или слухового существа в множество разных бразных безиспользованных, совершенно неслучайных и принудительно наглядных раздражений, на которые едва останется время для рефлексов и не останется и жет быть времени для превращения этих зародившихся рефлексов в целесообразный защитный акт. Таково значение рецепторов и рецепции в расстоянии. Чтобы предупредить через них головной мозг животного о появлении вдали и всего предмета, достаточны ничтожно малые количество энергии, приспосабливаясь световой или звуковой сигнализацией этих энергий достаточно для того, чтобы начать реакцию в адекватном рецепторе, а через его посредство в телесных ганглиях мозга, дабы вызывать в прочих мозговых сегментах сумму подготавливающих установок и реакций, обеспечивающих благоприятный исход от непосредственного обморока или ссаживанияго расхождения с заранее замеченным предметом. Критический момент заключается в том, найдется ли «адекватный» рецептор для принятия дальнейшего раздражителя. Не-менно, что адекватный, т. е. стимульный, раздражитель может вырабатываться на множество потенциальных или индифферентных раздражителей среды по мере подготовки и ссравнения соответствующего рецептора, также и рецептор становится более или менее адекватным по мере специализации на суженный объект восприятия. Из очерка наших представлений о доминанте мы видели, что временно господствующее стоппонное возбуждение в нервных центрах может поддерживаться и стимулировать всяческими, в том числе и индифферентными раздражениями. Очень повышенная местная возбужденность некоторой центральной группы делает ее стимулирующей и самые разнородные внешние стимулы. Впоследствии, по мере убывания возбужденности в очаге, сфера действовавшая на него стимулов сужается, а когда возбужденность только что доминировавшей центральной

группы войдет в прежние границы, из совокупности одинаково действовавших на нее раздражителей выделится и станет перманентной относительно узкая группа раздражений, которая и станет адекватною посреди прочих. Адекватный же раздражитель, однажды возникнув, будет вызывать прежнюю доминанту в центрах, как своего прямого адресата.

Когда мы говорим об адекватных световых раздражителях, дело идет о спецификации раздражения прежде всего по положению лучей в спектре, т. е. по длине волны. Г е р т е л ь (1905) показал, что при одном и том же количестве энергии (судя по термостолбику) лучи света действуют на ткань различно в зависимости от длины волны. Значит, определяющее значение для физиологического действия имеет не количество приносимой раздражителем энергии, но длина волны (частота колебаний). Это оттого, что длиною волны  $\lambda$  решается, будет ли данный световой пучок иметь доступ к специальному физиологическому субстрату. Вопрос о значении количества приносимой с лучами энергии возникает вторично, насколько данные лучи получили доступ к субстрату. При прочих равных условиях сильнее всего на протоплазму действуют ультрафиолетовые лучи В. и М. А н р и, (1912). Принципиально этого можно было ожидать по закону Б у н з е н а и Р о с к о (закона гиперболы), согласно которому

$$It = \text{const.}$$

и с усилением раздражающего фактора время его действия на субстрат может быть соответственно уменьшено для получения такого же эффекта.

Из того же закона гиперболы можно предвидеть такие минимальные времена освещения  $t$ , когда физиологического эффекта не получится. Теоретически предвидятся и фактически установленные явления суммации допороговых эффектов, при достаточной частоте колебаний, когда интервалы между импульсами (всплесками) малы, а эффекты от прошедшей фазы освещения не успевают исчезнуть, эффекты от последовательных экспозиций накапливаются вплоть до возникновения сигнализации из сетчатки на центры мозгового ствола.

Ультрафиолетовые лучи, действуя уже на поверхностные ткани, ими же и задерживаются. При их воздействии на ткани сначала имеет место, по видимому, возбуждающее действие, усиленное деление ядер, митозы, затем паралич. Собственно в глазе возникают тяжелые конъюнктивиты, типичные у работников с названными лучами. Зато роговица задерживает лучи короче  $295 \mu$ . Лучи  $\lambda = 300 - 400 \mu$  поглощаются хрусталиком и могут вызывать в нем помутнения и катаракты.

Для более наглядного понимания того, как может складываться адекватное физиологическое действие спектральных лучей, очень поучителен опыт Г е р т е л ь. Как мы сказали, лучи с короткими волнами имеют наибольшее физиологическое действие при прочих равных условиях. Неудивительно поэтому, что лучи  $\lambda = 280 \mu$  убивали бактерий в пробирке в течение 60-секундной экспозиции. В тех же самых условиях лучи  $\lambda = 448 \mu$  представляются индифферентными, заметного эффекта на бактерии прокажести не успевают. Тем более не действуют при тех же условиях принося энергии лучи  $\lambda = 518 \mu$ . Это — лучи, поглощаемые краскою возин-м. Если в пробирку с бактериями прилить раствор возина, то лучи  $\lambda = 518 \mu$  убивают прежних бактерий уже через 70'. Это оттого, что, как мы узнали у гистологов, возин очень жадно окрашивает

протоплазму и лучи  $\lambda = 518$  мμ, поглощаясь вознином, так сказать, на его плечах входят в протоплазму

Протоплазма должна войти в такую связь с веществом, обладающим фотодинамическим действием, тогда это последнее сделается фотохимическим сенсibilизатором для протоплазмы

Отсюда для нас открывается значение пигментов, как абсорбентов света и, что же приче, как сенсibilизаторов протоплазмы к определенным частям спектра

В дополнение и в параллель тому, что мы выше говорили с ретинно-моторных явлениях под действием света можно сказать, так называемую «оптическую функцию» описанную Рафаэлем Дюбуа (1892) Моллюск *Pholas* имеет сифон реагирующий на световые лучи, реакция эта заключается от пигментных пятен в кожном покрове. От покровных клеток, содержащих пигмент, отходят сократительные элементы. Поглощение света пигментными пятнами вызывает сокращение и только что названных элементов, которые при этом производят стимулирующее влияние на прилегающие к ним нервные волокна и последние же дают рефлекторные импульсы на сифон. Так пигмент, избирательно поглощающий из спектра определенные лучи, продуктами своей фотохимической реакции стимулирует ближайшие сократительные элементы с тем чтобы в следующий момент возникли нервные импульсы в рефлекторное действие

Мы говорим с фотодинамическим резонансом пигмента на световой луч, как устойчивый фотодинамический процесс. Это понятие, очевидно, ближайшим образом связано с понятием адекватного раздражения. В каком смысле, однако, говорим мы здесь о резонансе? В том ли смысле, как мы употребляли этот термин применительно к возбуждению одного нервного элемента в ответ на ритмическое возбуждение другого? Я думаю, что все совершенно ясно, что резонанс в случае адекватного фотодинамического стимулирования нельзя понимать, как синхронизм физиологической лабильности с волновыми колебаниями светового луча. Здесь с всем другим порядком величин периодов и их частот. Дело идет в данном случае о молекулярном и атомном резонансе. Когда период световых волн равен свободному периоду электронов, эти последние приводятся световыми колебаниями к усиленным колебаниям и энергия, приносимая светом, при этом поглощается. Таким образом белый свет лишается как раз тех лучей, период которых совпадает с периодом электронов, поглотивших световую энергию в порядке резонанса и согласно закону Кирхгофа.

В наше время можно слышать термин «возбуждение» в словопотреблении физиков. Физиологическое понятие перешло в практику той новой дисциплины, которую с некоторого времени стали называть химической физикой. Говорят о возбужденном состоянии молекулы, переживаемом этой последней под влиянием поглощенной ею энергии. В этом смысле можно говорить о том, что под влиянием поглощаемого света происходит возбуждение молекул прежде всего в пигменте, затем в дальнейшей химической динамике веществ в тканевых клетках. Что может происходить с субстратом, поглощающим свет? Возможно а) изменение светопоглощающих свойств частиц, деформации электронных оболочек, сопротивлении и б) изменение числа частиц, их диссоциации, ассоциации и т. д. Говорят вообще, поглощая энергию молекула изменяет свой энергетический уровень, который характеризуется вращениями молекулы, колебаниями атомных ядер в молекуле, электронными вращениями около атомных ядер. Изменение энергетического уровня соответствует поглощенной энергии и возбуждению молекулы. Если  $H_1$  исходный энергетический уровень,

а  $W_2$  — энергетический уровень после поглощения некоторого количества света, то  $W_2 - W_1 = h\nu$ , где  $h = 6.55 \times 10^{-27}$  эрг-сек (постоянная Планка) а  $\nu$  — частота колебаний. Возвращение к «исходной» молекуле достигается отдачей излучением того количества энергии, которое было принято. Здесь возможны такие теоретически предвидимые слу-

1. Путем абсорбции принято  $h\nu_0$  энергии, причем возбуждение молекулы дошло до уровня  $h\nu_1$ , а успеваеет отдаваться  $h\nu_2$  —  $\epsilon_2$ , это значит, что будут отдаваться добавочные спектральные полосы сниженного числа колебаний, т. е. сдвинутые к красному флангу спектра здесь мы имеем так наз. спектры — линии соответствующие волнам, испускаемым флуоресценцией которые всегда длиннее возбуждающих

2. Путем абсорбции принято  $h\nu$ , энергии, до этого молекула имела в себе возбуждение  $h\nu_1$  и отдать она успевает всю эту сумму  $h(\nu_0 + \nu_1)$ , это значит, что будут отдаваться дополнительные спектральные полосы, на этот раз увеличенного числа колебаний, т. е. сдвинутые к фиолетовому флангу спектра. Это так наз. антистоксовы линии.

Значит, можно представлять и здесь преобразование волнового ритма при передаче через промежуточное звено и притом направлено в сторону затухания и «угнетения», так и в сторону учащения и экзальтации.

Если дело идет о разрушении молекул пигмента под действием поглощаемого света, то оно достигается при условии

$$N_{\text{ho}} \geq u_1$$

где  $N_0$  — постоянная Авогадро,  $\epsilon$  и  $u$  — энергия, требующаяся для разложения частицы

Рис. 89 Круги Гельмгольца

Уже Б р ю к к е (1864) нашел, что умеренная частота (7,6 в секунду, не доходящая до получения слитного впечатления, дает наибольшее световое ощущение.

Эббеке (1920) показал, что при умеренной частоте мелькания степень освещения кажется больше, чем при снижении частоты раздражающих колебаний или при их слиянии. Если сила света невелика (комнатное освещение), ритмическое затемнение определенной частоты приводит к наибольшему впечатлению света.

Проверка принципа Талъба легко достигается диском с концентрическими кругами, на которых вычерчены рядом расположенные полосы с чередованием белых и черных секторов (рис. 39), суммы площадей которых в каждой концентрической полосе находятся в отношении 1 : 1, но так, что лишь в ближайшем к центру круге мы имеем непосредственно  $1/2$  белого и  $1/2$  черного, рассеченные диаметром В следующих полосах мы имеем  $1/4 + 1/4 = 1/2$  и  $1/4 + 1/4 = 1/2$  потом  $1/8 + 1/8 + 1/8 + 1/8 = 1/2$  и  $1/8 + 1/8 + 1/8 + 1/8 = 1/2$  и т. д. Когда диск приводится в быстрое вращение, смотря, получается ли сплошной серый круг одинакового освещения для всех поло-



Рис. 89 Игрушки  
Гельмгольца

или будут намени на возникающие более светлых полос соответственно фактической частоте мельканий в них.

Подобно Эббеке, и Пьерон (1927) отметил усиливающее влияние мельканий для светового восприятия по сравнению с впечатлением от раздражения неколебавшимся светом той же суммарной энергии.

Как и в других областях учения о физиологических раздражителях, величина эффекта от светового раздражения зависит не от суммарного количества затраченной энергии раздражения, но от порядка и ритма его действия на субстрат. Мы вспоминаем при этом о колебаниях возбужденности и об изменчивой лабильности субстрата, как об ограничивающих факторах стимулирующего действия раздражителя. Со своей стороны я полагаю, что здесь перед нами и убедительный случай для того, чтобы видеть новые практические основания, побуждающие тщательно различать физиологическое значение, с одной стороны, возбужденности, с другой — лабильности субстрата. Мы видели по поводу фотохимического действия света на аргентный пурпур, что физиологический эффект несомненно зависит от количества энергии, которую успевают принять от раздражителя светочувствительные элементы сетчатки. Нет сомнения, что и сила раздражителя имеет определяющее значение для наступления физиологического эффекта и для его порога. Но сверх того мы видим, что, кроме параметров энергии и силы раздражения, физиологический эффект в чрезвычайной степени определяется еще частотой приходящего раздражения и частотой, с которой субстрат способен на него отвечать. Значит, лабильность субстрата, скорость законченного протекания в нем отдельного эффекта возбуждения имеет значение вполне самостоятельного параметра, конкретно определяющего течение физиологического эффекта. Если на лабильность субстрата посмотреть более глубоко, видеть за нею вообще скорость элементарных реакций в физиологическом субстрате, то она окажется еще более решающим физиологическим параметром, чем энергия или сила раздражителя. Вспомним, что само количество энергии, которое успевает принять сетчатка под действием света, зависит от длины волны действующих световых лучей, т. е. от того, в какой мере данный световой луч вызовет фотохимический резонанс в субстрате сетчатки, или, что то же самое, с какими скоростями протекают элементарные реакции в веществе светочувствительного пигмента. В таком случае в зависимости от лабильности и на ее плечах происходит и накопление принимаемой энергии впрямь до наступления порога для развернутой физиологической реакции, подлежащей непосредственной регистрации.

Реакция, начатая в клетках фотохимическим эффектом, сигнализироваться далее через нервные пути и проводящие нервные звенья и ганглиозным станциям мозгового ствола. Как осуществляется такая сигнализация?

Когда дело идет о наиболее длительных реакциях физиологического субстрата, которые были бы доступны и удобным для непосредственной регистрации и измерения, то таковыми являются, в первую очередь, электрические реакции. Мы видели, какую великую службу сослужили электрофизиологические методы в других областях физиологии. Надо ожидать, что они способны будут раскрыть многое и в области физиологической оптики.

Ориентирующие данные относительно электрофизиологических явлений в глазе по поводу его освещения были получены Гельмгольсом во второй половине 60-х годов прошлого столетия. Если отвести к гальванометру роговицу и ствол зрительного нерва, последний окажется электроотрицательным. Но если первый электрод с роговицы перенести на заднюю поверхность глазного яблока, ствол зрительного нерва окажется уже электроположительным. В изолированной лягушечьей сетчатке периферия оказывается электроотрицательной относительно места вхождения зрительного нерва, внешняя поверхность сетчатки оказывается электроположительной относительно внутренней поверхности ее. Такой покаяющийся ток при внезапном переходе от темноты к свету или от света к темноте дает место колебанию, напоминающему ток действия. На лягушечьем глазе внезапное освещение, после короткого скрытого периода, производит положительное колебание покаящегося тока, достигающее через несколько секунд максимума, а во все остальное время освещения медленно убывающее. Висцеральный переход к темноте ведет к новому положительному колебанию, медленно сходящему на нет. На глазах рептилий, птиц и млекопитающих тот же ученый обнаружил отрицательные и положительные колебания по поводу внезапных освещений и затемнений. Пипер в 1905 г., пользуясь современным гальванометром, сопоставил электрофизиологические реакции в сетчатках различных животных. Они представлены в прилагаемой схеме (рис. 40). Белые полосы соответствуют интервалам освещения, черные — интервалам затемнения. Шкала наверху дает время в 0,1 сек. Строка *a* дает эффект от быстрого освещения глаза голубя на свет отрицательное и положительное колебание на темноту положительное колебание. Строка *b* — то же при более продолжительном интервале освещения. Строка *c* — краткий период затемнения после продолжительного продолжительного освещения. Строка *d* — глаз кролика, положительное колебание на освещение, затем слабое отрицательное колебание, переходящее в новое небольшое положительное колебание с переходом в темноту, в течение которой углубляется отрицательное колебание. Строка *e* — освещение глаза *Eledone* (головногого моллюска), длительный скрытый период, затем положительное колебание, с переходом в темноту опять скрытый период с последующим возвращением к начальному уровню.

Пипер мог заметить, что в сетчатках птиц с дневным зрением наиболее значительные электрические колебания получаются при освещении спек-

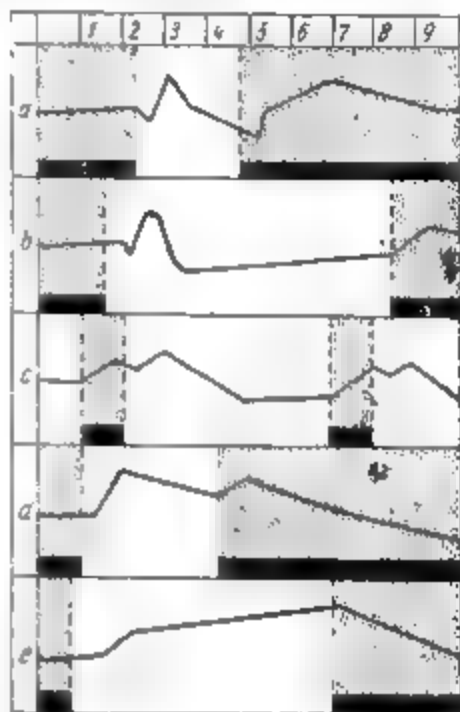


Рис. 40. Электрические реакции сетчатки при освещении и затемнении (по Пиперу).

тральными лучами с большими длинами волны, тогда как величины электрических колебаний убывают с переходом к зеленым и синим частям спектра. У птиц с ночным зрением наибольшие колебания получаются именно для зеленых и синих лучей.

Очень поучительные сведения о природе и ходе развития электрофизиограммы были добыты в 1914 и в 1921 гг. Ф. Г. Фредихом. Подвижный гальванометр обнаруживает, что непрерывный интервал раздражения светом вызывает колебательный ряд токов действия. В то время, как световой поток продолжает раздражать с прежней силой, токи действия сетчатки убывают как по амплитудам, так и по частоте. Дело идет о местной адаптации раздражаемого места сетчатки к действию раздражителя, и типичная адаптация ведет, как выше мы отмечали, к установлению нового нулевого уровня, приведя постепенно к нулю возбуждающее действие монотонного раздражителя. Следующая таблица показывает, как изменяются амплитуда и частота токов действия сетчатки по мере адаптации к свету.

Разд-л- жания	Электродвигательная сила токов действия	Число токов действия за интервал 0,2"			
1	5,2 mV	11	11	11	11
5	3,8 "	11	9,5	8,5	8,5
10	3,1 "	9	8,5	8	8
15	2,8 "	8	8	8	8
20	2,8 "	8	7	7	7

Лучи, дающие при адаптации наибольшее ощущение света, дают и наибольшую электродвигательную силу токов действия. Амплитуды токов действия наибольшие для оранжевых лучей, и умеренные для фиолетовых и синих лучей.

Электродвигательная сила, частота и амплитуда токов действия зависят от длины волны раздражающих лучей и от силы действующего света. Специальное значение длины волны заключается в том, что частота и амплитуда токов действия остаются различными и тогда, когда раздражения подобраны так, что по электродвигательным эффектам они равны между собой. Для основных цветов спектра получаем такие характеристики соответствующих токов действия:

Цвет раздражающих спектральных лучей	Токи действия		
	частота	энергия	абсорбция
Красный . . . . .	наименьшая	наибольшая	наименьшая
Зеленый . . . . .	средняя	средняя	средняя
Фиолетовый . . . . .	наибольшая	наибольшая	наибольшая

В последнее время анализом электрофизиограммы в новой технике занимался Г р а н и т. При внезапном освещении после очень короткого скрытого периода возникает слабая электроотрицательная волна *a*, свидетельствующая о возникновении отрицательного заряда в заднем отделе глазного яблока. Затем наступает очень краткая позитивная волна *b*,



а за нею слабая позитивная же волна с. С прекращением освещения наступает новый скрытый период и новая позитивная волна d. Знак отдельных колебаний в электроретинограмме зависит от перемещения процесса возбуждения через последовательные проводящие звенья в слоях сетчатки, начиная с фоторецептивного эпителия по направлению к ганглиозному слою. Пока фоторецептивные клетки электроотрицательны в отношении к клеткам ганглиозного слоя, дело идет о непосредственном возбуждающем действии света на палочки и колбочки. Когда возбуждение переходит в слой ганглиозных клеток, фоторецептивные элементы становятся электроположительными в отношении ганглиозных клеток, и фоторецепция сетчатки испытывает в это время торможение. Эффект возбуждения, наступающий при внезапном затемнении, возникает, по видимому, не в тех элементах, в которых наступало возбуждение при внезапном освещении. Он может возникать в ганглиозном слое. Если сопоставить кривые фотохимической абсорбции света и кривые электр физиологического действия отдельных участков спектра, то оказывается, что имеется более точное совпадение их для лучей с большими длинами волн, тогда как для лучей с короткими волнами наблюдаются расхождения. Мерцания и блеск производят больший электрофизиологический эффект, чем это следовало бы ожидать по фотохимической реакции (Бартлея, 1937 — 1938).

В связи с электрофизиологическим эффектом фоторецепции представляет высокий интерес наблюдение над продолжительностью светового впечатления у человека. Световое впечатление характеризуется значительной инерцией однажды вызванное, оно имеет тенденцию задерживаться в оптическом приборе в порядке следового эффекта. После скрытого периода, который, впрочем, не уловим в порядке самонаблюдения, наступает зрительное впечатление с тремя фазами (рис 41)

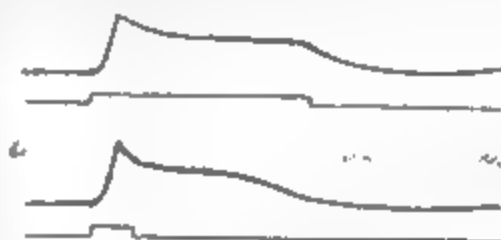


Рис 41. Объяснение в тексте.

- 1) нарастание с коленцем равной продолжительности для разных цветов,
- 2) более или менее стационарное состояние и
- 3) исчезновение впечатления.

Впечатление от ацентрической искры длится до  $1\frac{1}{2}$  секунды, тогда как физическая ее длительность в 100 000 раз короче.

На этой тенденции сетчатки задерживать следовые впечатления от кратких световых раздражений и основывается построение стробоскопа. Быстро следующие друг за другом краткие рецессии успевают сливаться своими следами в зрительном приборе, причем сливание происходит тем легче, чем менее ясно видение и чем длительнее впечатление. В сумерки успевают слиться в сплошное впечатление уже 20 последовательных восприятий в секунду, тогда как при сильном свете для сливания требуется до 50 последовательных восприятий в секунду.

Очень интересен феномен Гельмгольца-Фехнера. В зависимости от скорости мелькания в кружках Тальбо (здесь полезно взять побольше концентрических кружков) наблюдается почему-то окраска в концентрических полосах при всем том, что на самом деле полосы эти содержат только белые и черные интервалы. Дело объясняется, по ви-

димому, тем, что скрытые периоды и ход нарастающих впечатлений от лучей равной длины волны (разного цвета) различны. Если ход нарастающих цветных впечатлений отвечает приблизительно приведенной схеме (рис. 42), то при продолжительности каждого из мельканий менее 10° будет получаться равномерное смешанное влияние на сетчатку трех цветных раздражений и в результате будет получаться бесцветное серое впечатление. При продолжительности каждого из мельканий свыше 10° начинается расхождение и нарастание цветных впечатлений, эффект от красных лучей начинает нарастать круче по сравнению с прочими, и при мелькании с интервалами освещения несколько большими 10° начинается в сером, до сих пор бесцветном, тоне преобладание красноватого оттенка. При дальнейшем увеличении длительности интервала освещения будет успевать складываться влияние зеленого, которое переходит к более острому нарастанию позже, но нарастает круче, чем влияние красного. Еще при большей длительности интервала освещения начнет сказываться крутое нарастание впечатления от синего. Далее будет получаться впечатление белого. В общем порядке возрастающей частоты мельканий можно ожидать получить последовательный ряд таких оттенков в концентрических полосах Галлео, белый → синий → зеленый → красный → бесцветный. Мы имеем здесь, так сказать,

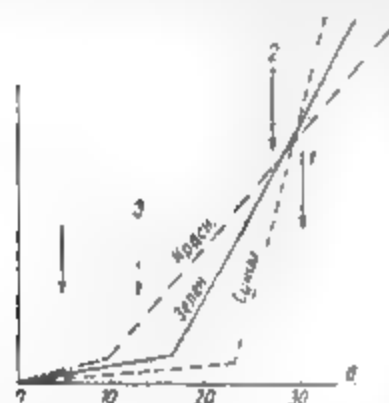


Рис. 42. Объяснение в тексте

физиологическое разложение света на спектральные компоненты в зависимости от разных скоростей нарастания впечатлений от различных расцветок.

Физическое разложение света на спектральные компоненты достигается, по Ньютону, посредством призмы, преломляющей под разными углами лучи различной длины волны.

Можно говорить также о физическом и физиологическом собирании спектральных компонентов в белый свет. Когда мы доведем до совпадения в одном и том же луче монохроматические компоненты на ряде призм, то получим физическое слияние цветов до белого, по Ньютону. Если заставим сливаться последовательные впечатления сетчатки от вращающихся

кругов Максвелла с секторами различной расцветки, получим физиологическое слияние цветных впечатлений до белого, вследствие инерции цветных впечатлений в зрительном приборе.

Как при физическом так и при физиологическом собирании спектральных цветов можно убедиться во взаимном погашении цветов «дополнительными» компонентами. Прибавляя к тому или иному цвету дополнительный, получаем сначала «разбавление», а затем приближение к белому. Подбирая к любому данному цвету разбавляющий «дополнительный», можем убедиться в существовании бесчисленного множества взаимно дополнительных пар

красный	← →	зелено-голубой
оранжевый	← →	голубой
желтый	← →	индиго-синий
желто-зеленый	← →	фиолетовый и т. д.

Зеленый цвет не имеет дополнительного и требует для погашения красных и фиолетовых компонентов.

И физически и физиологически можно обойтись тремя цветами, чтобы получить прочие. Эти цвета — красный, зеленый и фиолетовый.

Особое физиологическое значение этих трех цветов среди прочих цветов спектра можно усматривать в том, что

а) и физически и физиологически можно получить из их смешения белый;  
в) так наз. феномен Брюкке-Бедольда отмечает, по мере ослабления силы освещения, переход расщепки видимого спектра перед ее угасанием к остаточной слабой трехцветной окраске, именно красной, зеленой и фиолетовой с выпадом промежуточных;

с) наиболее частые случаи цветной слепоты характеризуются остаточной способностью различения только красного, зеленого и фиолетового сигнала, тогда как вместо желтого получается впечатление «красно-зеленого», а вместо «синего» — впечатление «зелено-фиолетового».

Изучая вопрос о цветном различении в сравнительно-физиологической перспективе, Идридж Грян в 1916 г. пришел к мысли, что цветная рецепция возникает постепенно путем филогенетической дифференцировки из свето-теневой рецепции палочкового типа. На пути такой дифференцировки становится доступным сначала различение лишь крайних цветов, красного и фиолетового, между ними вырабатывается затем аппарат для различения зеленого и, наконец, в дальнейшей дифференцировке рецепторов появляются новые специальные приемники для различения желтого и синего. Организм постепенно вооружается для все более дифференциальной и углубленной рецепции своей среды.

#### ЛЕКЦИЯ XXXII

#### ТЕОРИИ ЦВЕТНОГО ЗРЕНИЯ

Теперь мы должны перейти к теориям цветной рецепции, и первая из них — классическая теория Томаса Юнга (1807) и Гельмгольца (1852) для нас уже не будет представляться неожиданной после того, что мы видели до сих пор. Эту первую теорию цветного зрения мы знаем под именем теории трех компонентов. Предполагается, что кроме рецептора со зрительным пурпуром, специализированного на различении свето-теневых, имеются в сетчатке еще три рода рецепторов, возбудимых специально и в отдельные лучи красными, зелеными и фиолетовыми в непосредственной зависимости от соответствующей длины световой волны для каждого из соответствующих спектральных районов (рис 43). Равномерное раздражение и возбуждение всех трех компонентов даст рецепцию белого. Если расстраивается один из этих фоторецепторов, остальные дают одностороннее суженное поле. Дело идет о трех фотохимических рецепторах, или о трех различных терминальных приборах в колбочковом аппарате сетчатки. Основным затруднением для приятия этой теории является факт существования таких форм цветной слепоты (ахроматопсии), при которых остается различение желтого и синего, но нет различения трех «основных» цветов или нет различения специально красного и зеленого. Затем чрезвычайное затруднение в том, что при частичной ахроматопсии остается рецепция белого! Его не должно было бы быть,

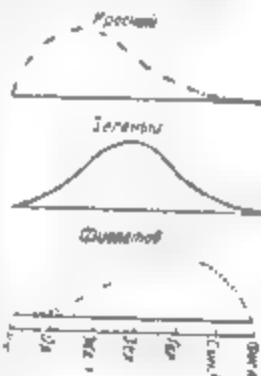


Рис 43. Схема трех компонентов Гельмгольца

когда отсутствуют его компоненты или хотя бы один из компонентов. Приходилось допускать особые рецепторы для рецепции «бесцветного» и для рецепции «белого».

По замыслу своему теория трех компонентов представляет, однако, большой интерес и в наше время предлагая для каждого из районов спектра рецепторы фотохимической природы, возбуждающиеся опры мало энергичными колебаниями определенной частоты. Нарисованные выше три площади цветного восприятия изображают оптимальные возбуждения для компонующих рецепторов в районах возрастающей частоты колебаний идущей по спектру.

В 1919 г. Леонардо да Винчи отметил явления положительных и отрицательных следов зрительного восприятия. Явления эти хорошо известны нам из самонаблюдения. Если фиксировать зрение в течение некоторого времени на белой фигуре по краям черного фона и внезапно закрыть глаза, то можно заметить, что в глазах остается некоторый отрицательный след от того, что действовавшего светового раздражения, и след этот может быть сильным, если фиксирование зора на белом предмете было непродолжительным, то и в следующем образе можно будет различить белый же отпечаток фигуры на темном фоне. Если же фиксирование зора на предмете было продолжительным, то в следующем образе закрытый глаз видит как раз обратные отношения между предметом и его фоном, получается темная фигура на светлом фоне. И действительно образы получаются и для цвета, по зрению когда мы фиксируем, например, на электрических лампочках разных окраски. При этом тогда же образ может быть или противоположным той расцветке предмета (фона) каким видится действительно, например, красная лампочка на фоне (приглушенном темнотой) или наоборот тем красной с переливом ее в расцветку окружающей (зелено-голубая лампочка на красновато-темном фоне). И тогда Мюллер и Фехнер расматривают эти явления, как выражения одностороннего действия угнетения сетчатки под действием одного из пары противоположных цветов. Надо здесь отметить в особенности то обстоятельство, что продолжительный след тем продолжительнее, упорнее и выразительнее, чем сильнее был раздражение. Кажется бы, надо ожидать обратных отношений, если бы дело шло об утомлении. Затем при более продолжительном фиксировании зора на электрических лампочках можно заметить, что следовой образ, держащийся в течение более продолжительное время, может менять свою расцветку несколько раз, переходя последовательно от одной противоположной расцветки к другой.

Явления эти обращают на себя внимание в особенности тем, что они говорят о значительной иерархии возбуждения в нервных элементах: сетчатке и затем о замечательной уязвимости нервных реакций по контрасту прежде той, которая открылась нам в свое время в нерве при его электричестве. Как помните, при замыкании раздражающего гальванического тока возбуждение концентрируется у того электрода, где находится катод и на аноде в это время и проводимость и раздражительность угнетаются или даже уничтожаются. При размыкании тока возбуждение рождается там где был анод и на катоде в это время происходит угнетение проводимости и возбуждения. Вот подобный, или такой же контраст по одновременности и по последовательности возбуждающих и угнетающих влияний открывается нам в элементарной сетчатке. Только в сетчатке дело идет о контрасте световых энергий и цветных рецепций. Мы знаем как бы попарную уязвимость реакций, если вызвана одна, то другая — контрастная — сопровождает ее само собой. Такие сопряженные контрастные реакции отмечались неоднократно и для реакций в коре больших полу-

шарий В своих «Лекциях о работе больших полушарий» (1927 г.) И. П. Павлов сближает непосредственно сопряженные реакции в коре с контрастными реакциями в области органов чувств. «Ясно», говорит он, «что явления взаимной индукции (в коре, злоте) совпадают с большой группой контрастных явлений (взвешенных в тончайшей физиологии органов чувств) и еще раз показывают, как объективное изучение на животных и человеке захватывает то, что ранее считалось доступным только субъективному изучению».

В близкой связи с инерционными явлениями в первых элементах сетчатки и с контрастными явлениями ее отдельных участков (двух) стоят явления двинго опытные и физическо-логические (шпике под именем «иррадиации» в сетчатке). Явление в виде впечатления от белого квадрата на черном фоне, черного квадрата на белом фоне, белого квадрата на цветных фонах (цветные предметы представляются большими по размерам и более светлыми, когда рассматриваются на темном фоне. Окружающий фон весьма выразительно влияет на рецепцию предмета, на нем рассматриваемого. Если фон окрашен, то безцветный предмет, на нем рассматриваемый, окрашивается для глаза в цвет по отношению к фону дополнительным. Нарезав из одного и того же сорта листа бумаги квадратные кусочки, разложим их на красную, желтую и синюю бумагу; серые кусочки приобретут соответственно оттенки зеленый, синий и желтый. Эти контрастные влияния фона на рассматриваемый предмет заметны еще выразительнее, когда рассматриваемый квадрат со своим фоном будет покрыт пестрыми бумагой. Неполная отчетливость геометрических границ и контуров предмета способствует иррадиации и контрастным явлениям по сетчатке.

Как толковать эти явления? Гельмгольц был склонен понимать их, как влияние кругов рассеяния на сетчатке (I), получаемых в ней вместе с точечными изображениями всякий раз, как предмет рассматривается не совершенно в фокусе. С этой точки зрения явления эти связаны с инерцией возбуждений и световых впечатлений в сетчатке, характеризуется тенденция рассматривать явления по возможности независимо от влияния времени и длительности процессов, и только в геометрических его условиях. Если это возможно для контрастов по одновременности, то вряд ли возможно для контрастов по последовательности. Следовательно, неизбежно придется принимать во внимание закономерности развития процесса возбуждения во времени, те чисто физиологические зависимости, которые прятываются по поводу Пфлюгеровских наблюдений над электротон и или по поводу наблюдений Н. Е. Введенского над паралеитротонном. Тогда мы переходим от воззрений Гельмгольца к пониманию контрастных явлений по Платону: этот автор видел в них явления ссылабуждений в соседних частях сетчатки (II). Наконец Эвальд Геринг, склонный усматривать в основе физиологических процессов принципиально колебание во времени в сторону преобладания то в симилиционных, то диссимилиционных процессах, усматривал в явлениях оптического контраста выражение того же общего закона. В основе тех взаимно противоположных пар светотени и цветов, которые и булавуют говорить о контрастных явлениях. Геринг предполагал притягательно направленные химические процессы в каждой паре дополняющих друг друга рецептивных процессов скрывается диссимилаторно-ассимиляторное колебание. Черный цвет вызывается предшествующим белым образом именно потому, что раздражение белым вело к возбуждению, т. е. к диссимилиации, за последнюю же должна последовать ассимиляция, т. е. восполнение затраченного, пока же она длится, соответствующие элементы

сетчатки переживают впечатление черного. Подобно этому красное — возбуждает, т. е. диссимилирует, а зеленое — успокаивает, т. е. связано с ассимиляцией, и также желтое — возбуждает, т. е. диссимилирует, а синее — успокаивает, т. е. связано с ассимиляцией. В результате получается так наз. «Seigenfarbentheorie» которую мы напомним в сопоставлении с предыдущей теорией Юнга-Гельмгольца, под именем теории трех контрастов. В основе ее лежит допущение трех фоторецепторов в двух противоположных состояниях (см. рис. 44).

Как видно, теория Геринга избегает затруднений касательно возможности восприятия белого при ахроматосии. Затем, в пользу особого положения рецепторов для красного и желтого говорит как будто, тот факт, что так наз. дальтонизм, или изобретательная слепота на отдельные цвета, чаще всего появляется по парам: если слепота на красное — то и на зеленое, если слепота на желтое, то и на синее. Дальтонизм получил свое название от имени известного химика Дальтона описавшего его в 1798 г. на основании собственных наблюдений. Он не различал красного. Из точно описанных случаев дальтонизма следует, что преобладает красно-зеленая слепота. Она влечет у подверженных ей людей неразличение и смешивание света красного с темновеленым или темнокрасного с светложелтым. Гораздо реже слепота на желтое связанная с неразличением в области желто-зеленых и зелено-синих частей спектра. Дальтонизмом страдают до 4-4% мужчин и до 1-1,5% женщин.

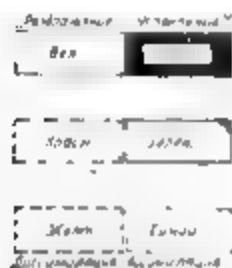


Рис. 44. Схема трех контрастов Геринга.

Теория Геринга пользовалась большим успехом. Она импонировала своими оригинальными обобщениями, неожиданными упрощениями и бликами, как, например, ближайшим аналогом названного контраста «ассимиляция — диссимиляция» с контрастом «торможение — возбуждение» и с контрастом дополнительных цветов. С точки зрения тех, кто считает, что задачей естествознания является сведение явлений к минимуму факторов и так наз. «экономия мышления», теория, которой удалось правдоподобно свести всю обширную область фоторецепции к работе трех факторов, должна представляться большим достижением.

Однако можно сомневаться в том, будто нормальная задача естествознания заключается в упрощении, экивании или комфорте мысли. Все это хорошие вещи, но они не могут служить критериями правильности теории. Позволительно думать, что задача естествознания заключается в действительном расшифровании того, что есть, во всей сложности и содержательности, независимо от удобств или неудобств кабинетной мысли. И с этой стороны концепция Геринга продолжает стоять перед неизменными возражениями а) в действительности дополнительных хроматических пар мы имеем не три и не две, как предполагает теория, а бесчисленное множество, как это мы уже видели выше по поводу физиологического и физического собирания спектральных цветов б) зеленый цвет не имеет дополнительного и требует для компенсации смеси красного и фиолетового, с рецепцией зеленого и синего электрофизиологически связана не с успокоением или бездействием элементов сетчатки, но как раз с появлением более частых и высоких токов действия в сетчатке, наконец, д) самое принципиальное сближение между

контрастами «раздражение  $\rightleftharpoons$  успокоение» «возбуждение  $\rightleftharpoons$  торможение», «диссимилация  $\rightleftharpoons$  ассимиляция» является совершенно спекулятивным философским построением, опирающимся на искаженную редакцию идей Клода Бернара о принципиальном динамическом равновесии процессов ассимиляции и диссимилации.

Впрочем, что касается сокращения числа факторов, необходимых и достаточных для интерпретации опыта, то это искание законное и в этом отношении представляет чрезвычайный интерес новейшие попытки дать унитарную теорию. То, что будет налагаться далее, должно быть противопоставлено теории Юнга-Гельмгольца и теории Геринга, именно как унитарная теория цветной рецепции. У нас был случай упомянуть, что Гартен и затем Гренделенбург обратили внимание на то, что зрительный пурпур под влиянием света может переходить в зрительную желть и в зрительный белый. Следовательно зрительный пурпур не имеет постоянных и вполне изолированных для поглощения. При достаточной концентрации он может поглощать более или менее по всей длине спектра. При очень больших разбавлениях он поглощает лишь крайние лучи. Если зрительный пурпур вырабатывается в огромности в палочках, то из них распространяется уже в более или менее разбавленном виде в аппарат колбочек, диффундируя до *fovea centralis*. Отсюда Вейгерт (1942) развил представление согласно которому зрительный пурпур есть не устойчивый химический индивидуум, но подвижное сочетание вещества, которое в малых концентрациях реагирует дифференциально на лучи разной длины. Небольшое количественное сдвиги в составе смеси могут влечь значительные качественные изменения в фотохимических процессах и в ходе поглощения спектральных лучей.

На первый взгляд эта концепция может показаться неожиданной физически. Она требует пояснения на модели. Хорошая модель явлений этого рода может быть получена следующим способом. Возьмем смесь десятипроцентного пирогаллола  $10\text{ см}^3$ , десятипроцентного поташа  $20\text{ см}^3$ , формалина  $10\text{ см}^3$ , и будем постепенно прибавлять в темноте тридцатипроцентного  $\text{H}_2\text{O}_2$  до  $30\text{ см}^3$ . При этом получаются всевозможные окраски и красного оттенков, т. е. переход химической энергии в физический процесс излучения. Эти реакции излучения усиливаются, если присутствуют лучи тех же длин волны приходящие из постороннего источника. Таким образом, когда поглощающим фактором является не устойчивое индивидуальное вещество, действующее подобие окрашенного стекла, но подвижная химическая реакция возможно получить переменное излучение и поглощение света в зависимости от фазы развития реакции.

В настоящее время более или менее точно изучен ход реакций разложения зрительного пурпура и продукты и условия ресинтеза исходного пигмента. Скорости отдельных реакций этого процесса «выцветания» и ресинтеза незначительны в зависимости от pH и от температуры. В общем под влиянием света происходит расщепление зрительного пурпура на белок, весьма постоянный по своему составу и зрительную желть (ретинен), являющуюся дигидром, который при дальнейшем действии света переходит в зрительный белый. Ресинтез в тени, имеющий адаптационное значение, стимулируется присутствием витамина А. Поэтому при отсутствии в пище каротиноидов и при недостаточном питании наступает нарушение адаптационной способности в тени («куриная слепота»). Но ресинтез пурпура из ретинена и белка возможен и на свету и может тогда идти без каротиноидов.

В общем этот цикл реакций расщепления и ресинтеза зрительного пурпура может быть представлен так (Уолд и Кларк, 1937—1938):



Рядом с принципиальной возможностью того, что один и тот же зрительный пурпур (родопсин, изменяя свою концентрацию по мере дифференцирования из палочек в колбочки, приобретает способность поглощать другие лучи спектра его продукты разложения (ретинен и зрительный белок) являюся поглотителями света уже с новыми свойствами. Сверх того, в колбочках присутствует особый пигмент подопсин.

ЛЕНЦИЯ XXXIII

### БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ

Когда мы рассматриваем в отдельности химическую сторону фоторецепции дисптрические условия проникания света до светочувствительных элементов сетчатки или даже условия восприятия образов одним глазом в целом, то мы подходим к физиологии зрения все еще в более или менее значительной абстракции, строя отдельными его стороны от зрительного поведения животного или человека в целом. Поэтому могут возникнуть неразрешимые вопросы и затруднения только оттого, что при таком абстрактном подходе к вещам неизбежно уходят из-под наблюдения ряды зависимостей и факторов, которые на самом деле могут играть решающую роль в конкретном применении зрительного прибора. В условиях монокулярного зрения может показаться неразрешимой загадкой, как и почему в физиологии зрительной системы удавалось все таки прямые, не кувырнутые зрительные изображения при всем том, что дисптрика отдельного глаза побуждала бы думать, что на изображения на сетчатке, как и на задней стенке камеры обскуры, должны быть обратные. Дело в том, что рецепция отдельным глазом в действительности никогда не действует абстрактно, т. е. в оторванности от одновременной работы другого глаза и от одновременных показаний других рецепторов. Зрение предполагает с самого начала увяку и с постбулярными реакциями и с тактильной рецепцией. А именно там начинается первая ориентировка в реальном физическом пространстве и в положении воспринимаемых форм. Восприятие отношений «вверх — вниз», «дальше — ближе», «справа — слева» — дается не сразу. В первые недели жизни младенцев знакомятся с миром на запах, на вкус, на осязание, прикосаясь к соскам матери, ее лицу, рукам. Основой для ознакомления с пространством и его неравным снайкостью со временем служат, во-первых, постепенно развивающаяся и закрепляющаяся способность маленького наблюдателя удерживать позицию головы и тела с ориентировкой относительно направления силы тяжести; во-вторых, одновременно и совокупно протекающие рецепции химические, тактильные и проприоцептивные, накапливающиеся по поводу движений и импульсивных движений ребенка в ближайшей среде. Мы с вами рассматривали те физиологические условия, которые нужны для выработки способности удерживать «нормальное положение головы в пространстве». Эта способность связана с развитием вестибуляр-



ного аппарата во внутреннем ухе и с постепенным усовершенствованием тактических проприоцептивных рефлексов, обеспечивающих устойчивость позы тела молодого наблюдателя. Насильно к этому последнему начинает удаваться удерживать более или менее устойчивую и неподвижную позу, для него впервые открывается возможность различить, как долго придется тянуться до захваченного предмета, чтобы достать его, т. е. как далеко от исходной позиции наблюдателя лежит привлекаемый предмет, а затем как долго и далеко пришлось бы тянуться до него не только в глубину, но также в стороны, вверх или вниз, или прямо перед собой. Нужно сказать, что немалый путь онтогенетического развертывания нервной системы и ее рецепторов прежде чем станут доступными различение, восприятие и запоминание этих ориентирующих признаков «ближе ко мне», «далеко от меня», «вперед», «назад», «вправо», «влево», «вниз», «вверх» или «сверху». Мы видели, что мы какой-то бездельный полнотой различения и по быстроте и широте функций предметов рецепции для нас в лице кожного тактильного рецептора. Вполне естественно, что к тому моменту, когда достаточно созревает аппарат зрительной рецепции и становится вспомогательно-корректирующим дополнением и сдвигиванием до него способом рецепции, продолжая их для ориентировки наблюдателя на более значительные расстояния в пространстве. Эти новые аппарат ориентирует и тех ориентировки и различений в окружающем пространстве, которые твердо установлены еще до него средствами тактильной и вестибуло-проприоцептивной рецепции. Этот аппарат рецепции на расстоянии по мере наступления своего в работу, является продолжением на более далекие расстояния тех ориентировки и механизмов, которые начали перед тем действовать в границах ближайшей и контактной рецепции то усвоенные ранее ориентировки в ближайшей среде фактически кажутся и средством контроля и проверки для рецепции и ориентировки на расстоянии. Кем-то можно слышать послышу «ушинами глазами не видит, ему надо пощупать руками». Материнский наблюдатель строит свою ориентировку в доступной ему среде всегда по этому правилу.

Нам приходится по поводу созревания коры говорить о том, что ребенок в первые два года самостоятельной жизни является в сущности, слух и незряк. Глаза его реагируют чисто местным образом на освещение, но без всяких признаков конвергенции и слежки за освещенным предметом. Он не сводит зрительных осей на источник светового раздражения, не переносит их вслед за передвигающимся источником, он всего лишь реагирует местным образом, зажмуривая глаза или мигая, как это наблюдается у декортицированного животного после оправления от операции. Лишь на 20-22-е дека жизни ребенка В. М. Бехтерев и Н. И. Щедловские могли заметить у него слежку зором за движущимся источником света, а вместе с тем и способность оборачивать голову по поводу жонглирования зрительного раздражения. Впервые в этому времени можно говорить, что ребенок начинает видеть предмет в среде, начинается зрительная рецепция с расстояния. Но лишь с началом этого месяца жизни нашего маленького наблюдателя укрепляется для него возможность продолжительной остановки глаз минутами на рассматриваемом предмете. Приблизительно в это же время наблюдается великий прогресс перенесения зрительных осей на предмет по поводу того, что он вдруг начинает звучать. Предмет на расстоянии начинает различаться, как источник не только световых, но и звуковых раздражений, т. е. начинает выступать для наблюдателя из прочей среды как некоторая устойчивая отдельность с достаточно постоянными признаками. В последние третьего месяца — реакция поворота головы в сторону звучащего предмета, хотя бы и акро-

нированного для зрения ребенка. Как видим, рецепция на расстоянии развернулась довольно далеко. Но предыдущего времени совершенно достаточно для того, чтобы проконтролировать фотохимическую сигнализацию пространственных направлений, по которым проходит раздражение от источника («справа» «слева», «справа» «сверху» — «снизу»); на основании всей прочей рецепции: обонятельной, вкусовой, тактильной, вестибудо-проприоцептивной и наконец, слуховой.

Таким образом, в зрительной рецепции предметов человек руководится отнюдь не исключительно тем диоптрическим построением, которое получаем мы в отдельной камере глаза, но прежде всего проекцией сетчаточного образа на кору полушарий и затем теми связями, которые входят в кортикальный образ, по мере его формирования, со стороны одновременных рецепций слухового, вестибулярного, тактильного и проприоцептивного аппаратов. Окончательный зрительный образ есть плод разнообразной практической корреляции и проверки.

Чтобы видеть, в какой мере лабиринтные установки головы и мышечные рецепторы шеи могут влиять на установку глаз, а также и обратно, как установка глаз на предметы может влиять на положение головы и шеи,



Рис 45. Объяснение в тексте

В этот момент зрительные оси обеих глаз оказываются параллельными и способными конвергировать в одной плоскости. Если пробовать от руки, насильственно удерживать голову животного здоровым лабиринтом вниз, а парализованным вверх, животное протравится, новое положение явно его не устраивает, а в то же время глаза оказываются смещенными весьма характерным образом, ближайший к парализованному лабиринту, опускает зрительную ось вниз (сокращение нижней прямой мышцы), а глаз на стороне здорового лабиринта поднимает зрительную ось вверх (сокращение верхней прямой мышцы). Такое аномальное расхождение зрительных осей делает совершенно невозможной конвергенцию глаз на предмете, и животное оказывается обреченным на непрерывное двойное и расхождение зрительных образов от одного и того же предмета. Эта дивергенция зрительных осей с аномальным выходом из плоскости конвергенции будет продолжаться в порядке длительной тонической установки так долго, как долго мы будем удерживать голову животного парализованным лабиринтом вверх. Как только насильственное удерживание головы будет прекращено, животное тотчас вернет голову в прежнее положение позволяющее ему держать зрительные оси параллельно и конвергировать их в одной плоскости, т. е. видеть предмет двумя глазами одновременно (без двойения).

Если животное, кроме одностороннего поражения лабиринта, еще и ослеплено, его голова остается искривленной неопределенно долго. Но если зрение животному оставлено, возможность бикулярного одностороннего видения предметов и конвергирования, т. е. нормального рассма-

надо возвратиться ненадолго к тоническим рефлексам. Магнуси Животное у которого ранее или исключен один лабиринт, вопреки опыту в стационарном состоянии, успокаивается в положении с искривленной шеей и асимметрично установленной головой, когда здоровый лабиринт оказывается поднятым вверх, а парализованный — опущенным вниз (рис 45).

тривания предметов, сказывается в том, что постепенно животное приучается выпрямлять голову в пространстве по видимым предметам и при отсутствии одного из лабиринтов. Через несколько месяцев после лабиринтной операции кошка и собака научаются держать голову так прямо,

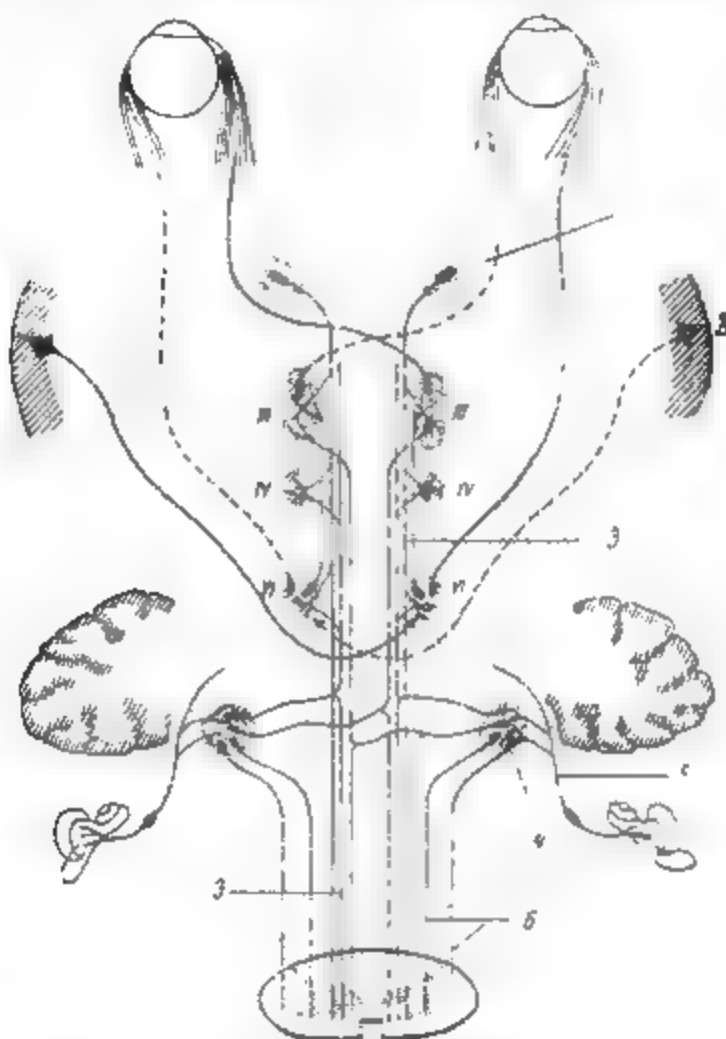


Рис. 46. Межцентральные связи вестибулярной системы 8-го нерва и аппарата установки глаз (по Виллягеру) 1 — ядро заднего продольного пучка, 2 — кора, 3 — задний продольный пучок 4 — ядро Deiters a, 5 — *N. vestibularis*, 6 — *Tractus vestibulo-spinalis*.

что новый наблюдатель и не узнает, что это животное лишено одного из лабиринтов. Однако стоит надеть на голову животного чехол, чтобы оно снова искривило голову адорным лабиринтом вверх. Как только животное потеряет возможность зрительной ориентировки по видимым предметам, так компенсация лабиринтной асимметрии головы прекращается, и голова возвращается к установке по показаниям оставшегося лабиринта.

Итак: 1) лабиринтные рецепции служат рефлекторной установке глаз и 2) зрительные рецеп-

ции способствуют контролю и рефлекторному компенсированию лабиринтных установок позы.

Для вас понятно теперь и следующее, поскольку по положению головы относительно тела предопределяются позы тела и конечностей и порядке шейных рефлексов. Магнус зрительные ориентировки должны производить влияние на тонические рефлексы и установки также корпуса и конечностей. В свою очередь, рецепция с мышц шеи производят тонические рефлекторные влияния на мышцы, движущие глазами, производя то длительные расхождения зрительных осей с выходом их из плоскости конвергенции (значит, с исключением аккомодации), то длительные вращения глаз посредством косых мышц.

Более подробно об этом здесь говорить не приходится. Здесь остается вспомнить лишь ту тесную межцентральную связь между центрами VIII нерва (л. *acusticus*), в частности его вестибулярного аппарата, и центрами, заводящими движением глаз. Из рисунка соответствующих нервных путей (рис. 46), будет ясно, как центрально обеспечивается описанная выше тонкая увязка зрительной установки глазных осей, с одной стороны, с тонической установкой позы тела и головы в пространстве, — с другой. При этом мы вспоминаем, что ядра Дейтерса принадлежат к так называемому двигательному цепцу, к которому принадлежит и крас-



Рис. 47. Реакция шистарца

ные ядра среднего мозга, в их роль в управлении тоническими позами тела нам известна из прошлого. От того же Дейтерсова ядра, как видно на рисунке, восходит связь в *fasciculus longitudinalis*, продольный пучок путей, ответвляющийся связи к ядрам глазодвигательной системы. Таким образом, здесь даны системы путей и с двигательным станциям продолговатого и спинного мозга и к ядрам *oculomotorii trochlearis* и *abducens*.

Если, таким образом, совершенно очевидны наследственные, анатомически зафиксированные связи вестибулярного и мозжечкового аппаратов с первыми приборами, обеспечивающими двигательные установки глаз, то обратные влияния с глаз и сетчатки на тонические установки головы, а затем и тела, выразительно сказываются в тех коррекциях тонической позы, которые описаны выше на хронически лишенной одного лабиринта кошке или собаке. Магнус заметил, что корректирующее влияние зрительной рецепции на установку головы и шеи дает себя знать в возрастающей степени в восходящем ряду животных: кролик, кошка, собака, обезьяна, человек. В лабораторных условиях эта возрастающая мощность зрительной коррекции на позу тела влечет за собой возрастающую необходимость закупоривать глаза животного или как-либо иначе исключить зрительную рецепцию предметов впереди животного, если хотят получать лабиринтные рефлексы в чистом виде.

Что постепенно вырабатывавшаяся способность компенсировать асимметричные позы по зрительным рецепциям не связана с каким-либо признаком «утопления» тонических рефлексов с оставшегося на месте лабиринта, это доказывается немедленным восстановлением позы асимметрии, как только будет надет чехол на голову и глаза. Значит, побуждения с вестибулярного прибора для асимметричной установки все время

продолжаются, но эффект их тормозится активно импульсами с сетчаток. Неустойчивость тонических рефлексов отмечали до Магнуса еще Бродиге и Цион. Переходные формы от медленного развитияющихся тонических «рефлексов положения» и более или менее быстро сменяющимися коррекциями мы имеем в тех характерных монотонно-периодических колебательных движениях глаз, которые получили название «нистагма» (рис. 47). Мы имеем здесь все опять и опять возобновляющуюся борьбу между тоническими отклонением глаз от симметричного и быстрыми корректирующими движениями, направленными на возвращение к симметрии, которая, впрочем, остается неустойчивой, так что колебательная иннервация возобновляется в глазных мышцах монотонно и принудительно. Эти компенсаторные установочные движения глаз остаются и тогда, когда перерезан перекрест пучка Форея. Критическое значение этой перерезки для тонических рефлексов тела и конечностей не распространяется на тонические иннервации глазной мускулатуры, ибо пути от вестибулярных ядер и ядер к аппаратам, заведующим движениями глаз, не зависят от рубра-спинального пути. Запомним важное обстоятельство, что удаление Форея с его перекреста с его обширными последствиями для развития децеребрационной ригидности не включает, однако

а) шейных рефлексов;

б) рефлексов с тела и с кожей тактильной рецепции последнего на установку головы в пространстве, независимых от лабиринтных ориентировок и даже вопреки последним;

в) установок позы тела по нормальной постановке головы в поле силы тяжести;

г) компенсаторных установок глаз с их последствиями для нистагма.

Когда ориентировка по зрительным данным в среде отсутствует и зрительные оси свободно блуждают в окружающем пространстве, их движения определяются всецело лабиринтными влияниями и межцентральными сигналами с аппаратов экстеро- и пр. прицепивших тонических установок позы. Присмотритесь к слепцу в то время, как он идет проселком или лесом, ориентируя свой путь осязанием при помощи длинной палки, которую все время выставляет вперед, осязывая ею дорогу, сосредоточенно вспоминая дорогу и осязывая ее ногами и палкою, он может пройти безошибочно большое расстояние через лес, через лаву над рекой и, по длинной меже среди подоспавших. На сосредоточенном типе характерным образом блуждают глаза, т. е. осязывая вокруг себя, за что можно было бы назвать зрительными осями. Если присмотреться внимательно, эти движения глаз связаны своими периодами с колебаниями в текущей позе шагающего тела и с движениями конечностей. Можно сказать со всею точностью при отсутствии оптической рецепции тело, опираясь на аппараты тонических рефлексов, владеет установками глаз. При наличии оптической ориентировки, наоборот, тонические центры с их proprio- и экстероцептивными ориентирами устанавливаются по сигналам с глаз. Теперь глаза посредством своих видений на тонические центры управляют установками тела.

И еще замечание. Пока дело идет о влиянии с вестибулярного аппарата и с текущих позов установок тела на глаза, нужды в перекрестах Форея и в рубро-спинальном пути нет. Но когда дело пойдет о подчинении позы и установок тела по показаниям с глаз, будут нужны кор-

тико-рубральные рубро-спинальные пути и своевременное торможение тонуса с Форелевского перекреста и красного ядра

Среди специально-оптических рефлексов надо отметить в особенности

а) установку глаз на удержание предмета в поле наиболее ясного видения; дело идет о рефлекторном подведении под входящий в глаз лучок лучей той области, которую называют *fovea centralis*,

б) установку глаз на удержание предмета на так называемых «соответственных точках» сетчаток, дело идет о рефлекторной конвергенции и аккомодации обочек глаз по отношению к нечетному предмету в поле зрения так, чтобы пучки лучей от рассматриваемого предмета попадали в сетчатках на точки, ориентированные одинаково относительно *fovea centralis*

Приняв *fovea centralis* за начало координат в той и другой сетчатке, проводим взаимно перпендикулярные координатные оси, горизонтальные и вертикальные, в той и другой сетчатке (рис 48) Точки  $a$  и  $a_1$ , опре-



Рис 48 Соответственные точки сетчаток

деляясь одинаковыми координатами по отношению к  $O$  и  $O_1$ , будут «соответственными». Если  $a$  и  $a_1$  являются точками «соответственными» по отношению к  $O$  и  $O_1$ , а  $KO$  и  $K_1O_1$  будут зрительные оси в момент конвергенции, то углы  $OKa$  и  $O_1K_1a_1$  будут равны между собою.

Теперь мы можем формулировать такую теорему, касающуюся бинокулярного зрения

**Теорема I.** Одиночный предмет видится в условиях бинокулярного зрения одиночно лишь при том условии, когда изображения падают на соответственные точки сетчатки

**Доказательство а** конвергировав зрительные оси на ясно видимом предмете, слегка надавливаем пальцем сбоку один из глаз, входящие в смещенный глаз лучи попадают теперь не на соответственные точки, и рассматриваемый предмет начинает двоиться. **Доказательство б.** конвергировав зрительные оси так, как в первом случае, ставим между рассматриваемым предметом и одним из глаз призму, отклоняющую лучи от прежнего направления; и в этом случае лучи, входящие в глаз через призму, и отклоненные ею, приходятся уже не на соответственные точки данного глаза, и предмет двоится.

**Теорема II (обратная)** При раздражении соответственных точек сетчаток получается одиночное восприятие, хотя бы предметов было два.

**Доказательство.** в стереоскопе Брустера (Brewster) ставим перед тем и другим глазом по тождественной плоской геометрической

фигуре. В тот момент, когда призмы наведут лучи от рассматриваемых предметов на соответственные точки той и другой сетчатки, предметы перестают двоиться и рецспируются, как одиночный предмет.

В связи с этим последним опытом, попутно делаем наблюдение, что будет при прочих равных условиях рассматривания в стереоскопе Брустера, когда предметы, приводимые на соответственные области сетчаток, будут не в плоскости тождественности. В этих случаях мы замечаем беспокойство, возобновляющиеся попытки приведения видимых образов к единству, виски и вновь возобновляющиеся движения конвергенции и аккомодации, пока не удастся объединение видимых образов по более или менее сходственным чертам.

Если такое объединение все-таки не удастся вследствие недостатка сходственных черт наблюдается новое важное явление — торможение то одного, то другого из образов, это так наз. «спор полей зрения».

Рекомендуем проделать наблюдения в стереоскопе того, как объединятся две фигуры геометрически тождественные или отчасти сходственные, при условии, что одна черная на белом фоне, а другая белая на черном фоне. Потом возьмите очки с разноцветными стеклами дополнительных расцветок. В первом случае спор полей зрения не приводит к преобладанию одной из картинок, но они длительно сменяют друг друга и в результате получается впечатление «блеска». В очках получается периодическое преобладание то одной, то другой дополнительной окраски. Стационарного преобладания одной из них не получается, смена одной другой происходит медленнее, чем при «блеске». Но смещения и компромиссы обоих полей зрения не получается.

В тех случаях, когда борьба полей зрения приводит к решительному преобладанию одного поля зрения над другим, можно заметить, отчего это получается. Если одна из фигур не только более контурирована, чем другая, то более контурированная всегда побеждает. Это так и для бесцветных и для цветных фигур. Маленький квадрат всегда побеждает большого, причем последний становится фоном для победившего. Если при этом дело идет о цветных фигурах, то фон окрашивается в цвет, дополнительный к цвету победившей фигуры.

Очень выразительным торможением одного из полей зрения, когда другое делается предметом доминирующего внимания. При испытании в начале обучения в гистологической лаборатории нам приходится закрывать одним из глаз, когда другой смотрит в микроскоп. Во время работы с микроскопом с открытыми глазами, — как тем, который ведет наблюдение, так и тем, который остается во время наблюдения пассивным, но картинка, фактически действующая на этот пассивный глаз, не удерживается в памяти. Другой интересный пример торможения одного из полей зрения имеем мы при прицеливании на винтовки при открытых обоих глазах. Если правый глаз видит при этом дальний предмет, мушку и прицел на продолжении своей зрительной оси, то левый глаз видит в перспективе, т. е. то далеко влево от себя дальний предмет прицеливания, затем профиль винтовки с деталями на нем и, наконец, совсем близко справа прицельную раму и часть рукоятного замка. Поля зрения весьма различны по содержанию и они мешали бы друг другу, если бы рассматривались одинаково. На самом деле при обоих открытых глазах мы видим в этих условиях только то, что составляет поле зрения правого глаза, тогда как поле зрения левого глаза не остается в памяти. Физически оно несколько доходит до рецепторов соответствующего глаза, но где то, довидимому, вскоре за сетчаткой, тормозится и помехой доминирующему действию не служит.

Согласно основным теоремам бинокулярного зрения, одиночно и без двоения воспринимаются лишь те предметы, которые для каждой из конвергентных установок глаз способны дать изображения на соответствующих точках сетчаток. Легко убедиться из построения на чертеже (рис. 49), что для любой конвергентной установки глаз места пересечения лучей, исходящих из соответственных точек, образуют некоторое геометрическое место точек впереди глаз, которое, согласно определению, и будет составлять совокупность объектных точек, дающих одиночное восприятие в бинокулярных условиях. Точки внешнего пространства, лежащие ближе указанного места, равно как точки, лежащие дальше его, будут давать изображения не на соответственных точках сетчаток и, стало быть, будут двоиться

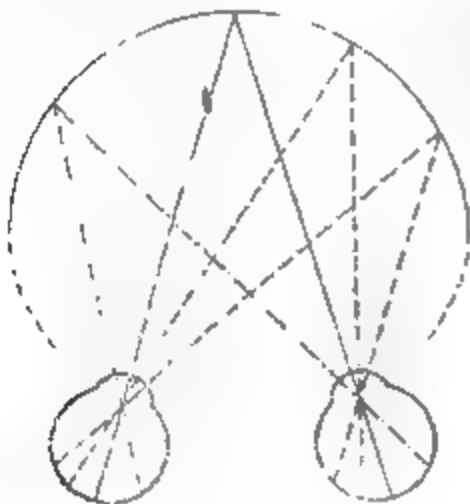


Рис. 49 Горонтер

в условиях бинокулярного зрения. Мы имеем тут дело с нормальной диплопией бинокулярного зрения при видении заведомо одного предмета. Надо сделать вывод, что для всякой степени конвергенции глаз имеется определенное место точек на расстоянии, дающих изображение на соответственных точках сетчатки. Все точки, лежащие глубже или ближе данного места точек, воспринимаются неизбежно диплопно, потому, что их изображения падают не на соответственные точки сетчаток. Лишь новая установка конвергенции может привести их на соответственные точки, но при этом начнут смещаться с соответственных точек изображения объектных точек, бывших до этого предметом конвергенции, и они станут видаться с диплопией.

Геометрическое место точек, видимых одиночно в бинокулярных условиях, т. е. дающих изображение на соответственных точках сетчаток, носит название *горонтера* (от греческих слов *орос* — «граница» и *орте* — «зритель»). Очевидно, возможно столько горонтеров, сколько конвергентных установок. Кривизна горонтера возрастает по мере увеличения конвергенции т. е. по мере приближения предмета к глазам. Но она становится все меньше по мере отступления предмета к горизонту и по мере того, как зрительные оси приближаются к параллелизму.

Теперь мы приближаемся к пониманию того, как совершаются стереометрическое распознавание и восприятие предметов, измерение их в глубину. Когда мы рассматриваем наиболее простой стереометрический предмет, например, куб, построенный из проволок, дающий возможность обозреть и передний и задний свой план, дело идет о переносе места конвергенции зрительных осей сначала на передний план, затем на задний план так что происходит своего рода ощупывание предмета с переднего до заднего плана. Пока местом конвергенции является передний план, двоются изображения заднего плана. Когда конвергенция переносится на задний план двоются изображения переднего плана. Дело пойдет об определении глубины предмета по относительной величине того мышечно-нервного эффекта в аппарате конвергенции,



который требуется для зрительного ощупывания предмета на расстоянии от переднего до заднего плана. Дел. идет при этом о комплексном рецепторе направленном на метрическое восприятие форм в трех измерениях и представляющем собой координированное сочетание одновременных зрительных и мышечно-проприоцептивных рецепций со вспомогательными осязательными рецепциями. Из совокупности признаков в этих трех направлениях складывается для нас стереометрическая характеристика формы предмета пока в раннем детстве мы не умеем постоянно проверять зрительные признаки руками на ощупь. В эти ранние годы в закладываются наиболее конкретные и в буквальном смысле слова «осоздательные» наши сведения о форме вещей. Но осоздательное тутчас же сочетается и во множестве повторительных опытов: кр. и. издается с наглядными, поправляя и это последнее на этот раз в самом буквальном смысле слова. К тому времени, когда перед нами встает задача ознакомления с дальними предметами, до которых д. т. н. рукой не дотянуться мы научаемся довольствоваться одним «наглядным» т. е. зрительно-проприоцептивным рецептированием далекого предмета и требующих для его пространственной оценки на расстоянии передвижек в аппарате конвергенции, тогда как «осоздательная» характеристика дальнего предмета ж. т. н. лишь воображается на основании прежних опытов. Так первоначальная осоздательная и осоздательно зрительная геометрия перестраивается постепенно в чисто зрительную геометрию идеальную древних. Зрительная геометрия превращена древнегреческим гением в силу тому исключительной красоты и законченности, так что ее могли приминять за канону науки, которую руководились в своих построениях все прочие области естествознания, начиная с астрономии и физики. Лишь очнь много времени спустя восстановлено в своем принципиальном значении «осоздательное» изучение формы с которого ребенок начинает, которым постоянно руководится и во взрослом состоянии, но которое, вместе с тем, неослужив по принижается под влиянием вычуждения абстракциями древней идеальной геометрии которые не без труда давали нам в лике. Что человек может раскодировать «осоздательное» в геометрии в чистом виде, вполне независимо от зрения и зрительных построений и руководитесь притом с чрезвычайною точностью это видно из познания приращенных слепцом или людей, ослепших в раннем детстве. Что осоздательная рецепция при помощи кожных нервных окончаний может давать определения формы предметов с исключительной точностью, мы видим это из опыта Горвица, о котором говорится на своем месте. Действительное построение геометрии на «осоздательных» принципах совершенно независимо от теоретических требований и претензий каких-либо обобщений древнеклассической зрительной геометрии, а, вместе с тем, в научное восстановление прав «осоздательной» геометрии составляет заслугу великого ученого К. Ф. Гавсса (1777—1855). При этом неожиданным образом оказал ся, что классическая зрительная геометрия древних находят себе место в осоздательной метрике формы по Гавссу, как вполне определенный частный случай же всеобщего закона. Чтобы дать вам почувствовать отношение между геометрической системой Гавсса и классической зрительной геометрией древних я процитирую вам Мекссл Борна с расчетом, что вам станет видна органическая связь между метрикой осоздательной, а следовательно с метрикой зрительной. «Представим себе, что землемеру необходимо измерить холмистую, покрытую густым лесом местность и вычертить ее план. С каждого места он может

обозревать лишь очень небольшую окрестность; визирные инструменты (теодолиты) являются здесь бесполезными, и он должен обратиться главным образом к измерительной цепи. При помощи последней он может вымерить небольшие треугольники и четырехугольники. присоединяя эти непосредственно измеренные фигуры одну к другой, он может постепенно достичь отдаленных, не видимых непосредственно частей местности. Требуется «способ определять, не выходя из поверхности, ее кривизну». Гаусс о своей теории поверхностей есть некоторый род построения геометрии, который можно назвать . как теорию действия прикосновением. Первоначально задаются не законы поверхности, взятой в целом, но ее дифференциальные свойства, коэффициенты мероопределения и образемые ими инварианты, прежде всего степень кривизны .. В противоположность этому Эвклидова геометрия представляет собою типичную теорию действия на расстоянии. Поэтому новейшая физика, всецело построенная на таких понятиях как действие прикосновением, поле, не удовлетворяется схемой Эвклида, а идет новыми путями по примеру Гаусса...

ЛЕКЦИЯ XXIV

## БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ

(Продолжение)

Увязки и ассоциации между показанными мышечно проприоцептивной рецепцией и собственно зрительской рецепцией в аппарате конвергенции глаз с контролирующими показанными зрительской рецепцией закладываются в раннем возрасте, в первые месяцы жизни человека, путем новообразования рефлекторных связей, вероятно, по тому типу, как новообразуются потом временные связи И. П. Павлова. В более или менее созревшем состоянии мы застаем у себя самих следующие сложившиеся зависимости.

Образы, воспринимаемые одиночно при одной и той же иннервации конвергентных мышц, приписываются одному объекту на постоянном расстоянии от глаз.

Образы, воспринимаемые почти, но не вполне одиночно при подвижном приспособлении точки конвергенции к предмету, приписываются, а) или движущемуся предмету, б) или предмету, относительно которого мы движемся, в) или предмету имеющему глубину. Во всех трех случаях дело идет о нащупывании предмета конвергирующими зрительными осями, тогда как предмет частично уходит из поля ясного видения.

В доказательство того, что аппарат одиночного видения в условиях бинокулярного зрения вырабатывается на ходу реакции и поддерживается контролем и удражнением, говорит то обстоятельство, что еще и во взрослом состоянии нервные центры аппарат этот может перестраиваться и вырабатываться вновь при экстремных изменениях анатомических соотношений. Необходимо иметь в виду следующие факты.

а) Если у человека с нормально выработанным бинокулярным зрением вызвать конвергенцию на определенный предмет, а затем перед одним из глаз на путях лучей к предмету поместить призму, отклоняющую лучи с соответственных точек на новые места, то при прежнем положении глаз видимый предмет начинает двоиться. Однако через некоторое время это двойное образа прекращается, и одиночное видение знакомого предмета возобновляется. Если в этот момент посмотреть к положенному глаз субъекта, там замечается косоглазие, получившееся путем приспособительного подведения под отклоненный луч все-таки прежней соответ-

ственной точки. Перед нами так называемое функциональное косоглазие в порядке нового приспособления прежних соответственных точек к фактическому ходу световых лучей от знакомого предмета. Сдвиг конвергенции при этом вполне обратим.

б) Факт того же физиологического смысла, но обратный по способу достижения одиночного видения при неспадании изображений от знакомого предмета на соответственные точки: стационарное косоглазие, врожденное или приобретенное, не влечет за собой диплопии. Здесь мы имеем приспособление путем выработки новых соответственных точек.

в) Если у описанных стационарно косоглазых специальными хирургическим вмешательством достигнуть симметрического положения глаз в нормальных условиях конвергенции, то на некоторое время возникает фактическая диплопия. Она будет продолжаться, пока не выработаются вновь соответственные точки на новых, отвечающих «норч» глазах. Следовательно, «нормальное» положение соответственных точек вырабатывалось и усваивалось также на ходу реакции путем активного приспособления и контроля.

г) Заметна способность нервных центров очень точно дискриминировать (распознавать путем различения их отличительным признакам) раздражения отдельных точек сетчаток, равно как раздражения отдельных точек на тактильной кожной поверхности. Поэтому стоит учесть, что отдельные рецептивные точки, помимо качественно специальных рецепций, различаются для центра в каких-то «местимых знаках», *Lokalzeichen*. Из предыдущего нам становится понятно, что такие *Lokalzeichen* не задаются раз навсегда а priori, но вырабатываются в центрах для любой рецептивной области на ходу реакции путем контролируемого улавливания раздражений данного места тела с другими сигналами от того же источника раздражения.

е) *Lokalzeichen* «соответственных» точек сетчаток не скрывают за собою ничего сверх того факта, что одновременное раздражение их в условиях конвергенции принимается центрами за сигнал принадлежности раздражения одному и тому же предмету, поскольку рецепция его не двойится.

ж) Если в нормальных анатомических условиях соответственные точки с их *Lokalzeichen* оказываются расположенными строго симметрично в двух сетчатках, то тут нет ничего загадочного и априори заданного, но симметрия физиологических *Lokalzeichen* поддерживается на ходу текущих реакций в анатомически симметрических органах.

Очень интересный вопрос, что произойдет, если аппарат конвергенции почему-нибудь не достаточно близок и не успевает с достаточной скоростью переносить точку пересечения зрительных осей применительно к перемещающемуся предмету? Из предыдущего следует, что предмет, почти совпадающий с линией изображений с соответствующими местами точек в сетчатках, стоит на границе одиночного видения и начинающегося дуплицирования. Если видимый предмет достаточно объемист, а горизонт в данный момент приходится на его сечении на симметричные половинки ближе к зрителю и дальше от зрителя, то в условиях статической конвергенции одиночно видятся лишь точки на этом сечении, тогда как более близкие и более дальние точки того же предмета уже двойятся. Стало быть, поддерживать одиночное видение заведомо одиночного предмета в этих условиях возможно лишь в порядке динамической конвергенции с достаточно быстрыми придвиганиями и отодвиганиями горизонта ближе и дальше от среднего сечения. Если предмет движется с достаточной скоростью в поле зрения, или мы движемся относительно предмета с такой же скоростью, то удерживать предмет в условиях одиночного видения возможно,

очевидно, лишь тогда, когда конвергенция может изменяться с подходящей скоростью и нервные центры конвергенционных мышц достаточно быстро реагируют, следовательно, достаточно лабильны. Я должен рассказать здесь пережитое мною смятение при встрече с человеком, поведение которого было для меня в то время совершенно непонятным в своих мотивах и страшным в своей непонятности. Рано утром в августе 1896 г. мне пришлось приехать на пароходе в Ярославль. Пока пужные мне утверждения были еще заперты, я пришел на скамейку на пустынной булыжнике над Волгой и развернул привезенную с собой газету. Вскрыв и заметив, что за моей развернутой газетой появился человек, который приближался ко мне со стороны волжского откоса. Я сделал вид, что ничего не замечаю, чтобы выиграть время для ориентировки и выбора нужных мер предосторожности. Предоставленный самому себе субъект вел себя загадочно, и, признаюсь, я почувствовал, как во мне стали нарастать постепенно страх и смятение перед непонятным. Я успел заметить, что субъект то приближался ко мне довольно быстро, то, остановившись на некотором расстоянии от меня, рассматривал меня некоторую время, медленно пятился, отходил на несколько саженей тем, чтобы вдруг и с возрастающей агрессивной остью пойти на меня. Спасало меня, по моему мнению, то, что, приближаясь ко мне почти вплотную за развернутой газетой, человек почему-то более или менее успокаивался. Не выдержав возрастающей тревоги, я опустил наконец газету в момент, когда субъект отступил еще раз на дальнейшее расстояние и готовился опять пойти в наступление. Я встретился с озабоченным взглядом, меня наволновавшим до боли. Это человек, который бросился ко мне на этот раз с криком: «Чорт тебе дерь, почему это выс дв!» Я не подумал ко мне вплотную, он сменил свое выражение и перешел на более тихий и медленный тон: «Нет, опять один! Затем отбежав опять на дистанцию, уже с яростью авкричал: «Спать, пять дв!», и бросился ко мне. Ничего не понимая в поведении этого собеседника и скрывая свое большое волнение, я удивил чутьем, что следует подйти к субъекту ближе, держаться от него на тех расстояниях, когда моя фигура не вызывала его агрессии, и по возможности идти с ним на таком расстоянии до булыжника до более людного места. Человек этот оказался дебриком, безважным еще с вечера из соседней больницы и скрывавшим я в эту ночь на откосе. Его конвергенция, как нередко бывает при *delirium*, утратила подвижность, и его мучило и мучило острое и мучительное видение, что два до загадочности одинаковых читателя газеты на булыжнике и с тем же совпадали в один предмет при приближении, но раздваивались вновь, когда уходили вдаль.

Интервалы с бытием во внешней среде, интервалы иннерваций внутри организма, — они должны быть достаточно слажены по скоростям, чтобы могли осуществляться срочные координации в том числе и те координации, которые нужны для правильного наблюдения событий в среде.

Мы с вами помним какое значение имеют интервалы иннерваций для срочных координаций во внутреннем хозяйстве нервной системы, в частности для срочных рецепторных иннерваций в аппарате конечного пути. Поскольку и в самой сетчатке с ее сложным аппаратом конечного пути, и там результаты координации должны зависеть от сроков и интервалов возбуждений, входящих и сталкивающиеся и взаимодействующие в общих путях.

Мы связывали выше с аппаратом конечного пути в сетчатке признаки сопряженного торможения цветового различения при сумеречном зрении, а также сопряженного торможения сумеречного различения при дневном зрении. Сейчас следует обратить внимание на то, что предельные принципиально двойные образы по ту и по другую сторону горизонтера, способ-

ставя установке динамической конвергенции для наилучшего зрительного оцупывания предмета на расстоянии с распознаванием его глубины и стереометрической формы, вместе с тем не вмешиваются вредным образом в одиночное восприятие предметов и не рассеивают внимания на нем, как это можно было бы ожидать чисто теоретически. Ибо ведь чисто теоретически выходит, что в условиях бинокулярного зрения нет ни одного видимого образа, который был бы свободен от сопровождающих его двоенных по ту и по другую сторону горютера

В чем же, однако, можно было бы рассмотреть сопряженное торможение и в то же время подкрепляющее значение двоящихся образов для восприятия предмета в области горютера? С своей стороны я полагаю, что одна из убедительнейших демонстраций доминантных установок со всеми ее обязательными признаками дана нам в соотношениях между «предметом» и «фоном» всякий раз, как мы имеем дело с реценцией или воспроизведением зрительного образа среди его окружения. Мы говорим обыкновенно, что двоящиеся образы по ту и по другую сторону горютера не мешают точному видению предмета на горютере потому что мы «отбрасываем» предмет от этих неярких по обязательности его спутников. Что это не совсем так очень хорошо знают на практике художники, которые учитывают организирующее значение светотени и расцветок фона для более выразительного и полного воспроизведения ведущего образа. Дело идет не о уничтожении, не об отбрасывании реценций от главного предмета видения, но об активном подкреплении и нервном торможении при котором фоновые реценции продолжают действительно влиять на «видимое» (предмет рассматривания) подкрепляя в нем те действительные цвета, то особенности светотени и стереометрической скульптуры.

Мы говорили о том, что бинокулярный аппарат в порядке динамической конвергенции как бы оцупывает предмет в глубину, устанавливая горютер то на более близкий то на более дальний план руководясь появлением и исчезанием двоений. По двоясь, установив их появление и исчезания мы добиваемся до действительных форм и размеров предмета. Говоря техническим языком мы измеряем предмет в глубину по ближайшему и дальнему параллаксу при установках на средний и задний его план. Если есть возможность проверить эту оценку стереометрической формы внимательством осязания, мы пускаем его в ход в виде контроля претензий по зрительным параллаксам. Если проверки осязанием быть не может суждение о третьем измерении предмета строится исключительно по зрительному бинокулярному параллаксу. Суждение это по существу всегда проблематично, ибо оно остается всего лишь проектом осязательной реальности, пока эта последняя не проверена на самом деле осязанием. Однако связь между зрительным и осязательным восприятием, закрепленная тренировкой опытами, настолько прочно усвоена в нашей нервной системе, что оценка глубины по зрительному параллаксу происходит в нас с принудительностью непосредственного осязательного восприятия. Два звенящие плоские образа, отчасти совпадающие отчасти расходящиеся своим изображением на соответственных мы так обобщаемся если они поставлены перед глазами так как должны были бы проецироваться на сетчатку реально осязаемых стереометрических форм и з бинокулярным параллаксом через зрительное привулительное воспринимается нашим зрением, как стереометрические тела, обладающие третьим измерением в глубину.

Как возможна реценция глубины на расстоянии без непосредственной проверки осязанием? В конкретной практике мы пользуемся обыкновенно многими побочными признаками, помимо чисто геометрических. Например,

когда перед нами имеется усеченная пирамида и нам неизвестно, которое из ее оснований ближе к нам, мы руководимся текущим освещением. Если в нашем опыте освещение заведомо дано слева — то пирамида, затененная справа, будет восприниматься нами как выпуклая в нашу сторону — малым основанием к нам. Напротив, будучи затенена в тех же условиях освещения слева, будет восприниматься нами вогнутой от нас — малым основанием вдаль. Помимо этих условных признаков, нет ли других, чисто геометрических, бинокулярных признаков по которым мы могли бы судить о вогнутости и выпуклости подобных фигур, когда, например, они прозрачны, сделаны из проволоки и по тени судить нельзя? Дело в том, что усеченная пирамида, повернутая к нам малым основанием, правым глазом в отдельности воспринимается монокулярно скошенной влево, а левым глазом в отдельности воспринимается монокулярно скошенной вправо. При рассмотрении обоими глазами сразу мы получаем частью совпадающие элементы рассматриваемой фигуры (большое основание) частью расходящиеся (малое основание). Возникает борьба полей зрения, притягивание конвергенцией и горизонтером то на малое, то на большое основание, и происходящие при этих иннервациях проприоцептивные реакции с оптическими рецепциями в бинокулярном параллаксе связываются между собой настолько прочно, что и тогда, когда перед глазами будут поставлены две заведомо плоские фигуры — перед правым глазом проекция усеченной пирамиды, скошенной влево, а перед левым глазом проекция такой же пирамиды, скошенной вправо — мы будем бинокулярно восприни-

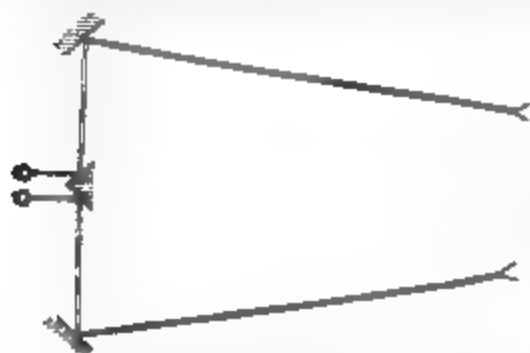


Рис. 50. Объясните в тексте.

мать эти две плоские фигуры как стереометрическую форму пирамиды с малым основанием в нашу сторону. Проверьте это в стереоскопе Брустера. Если монокулярно усеченная пирамида представляется скошенной влево для левого глаза и скошенной вправо для правого глаза, то такая усеченная фигура будет направлена малым основанием в глубину от нас. И заведомо два плоские рисунка пирамиды, скошенной влево и скошенной вправо, поставленные соответственно перед левым и правым глазом, будут бинокулярно восприняты как стереометрическая фигура пирамиды с малым основанием вдаль от нас. По существу, мы имеем в этих случаях типичные условно-рефлекторные реакции, в которых дело начинается с увязки еще в раннем детском опыте осознательного ознакомления с фигурой со зрительными образами той же фигуры в перспективах и проекциях; следующий подготовительный этап — в сопоставлении монокулярных образов от фигуры с бинокулярным образом от нее при новообразовании все новых и новых увязок между оптическими и проприоцептивными рецепциями при конвергенциях зрительных осей; наконец, условно-рефлекторное вызывание знакомых оптическим образом, хотя бы и в плоском воспроизведении, выработанных ранее конвергенционными иннерваций с соответствующими проприоцепциями, доводящими до воспроизведения по плоскому рисунку соответствующей стереометрически-телесной реальности. Весьма замечателен этот очень короткий интервал времени, который требуется нам для того, чтобы в стереоскопе

перейти от смотра тем и другим глазом параллельно поставленным зрительным осям на две отдельные плоские фигуры, частью совпадающие, частью не совпадающие своими контурами, к более или менее устойчивой конвергенции на воображаемый стереометрический образ в мадально-фронтальном положении перед нами. В интервал этот укладывается и процесс «узнавания» по нескольким заданным признакам знакомого предмета в его полноте и вместе процесс активного воображения предмета с теми проприоцентивными сигналами от мышц аппарата конвергенции, которые отвечают процессу наведения и отодвигания горютера на рассматриваемый предмет.

Стереоскоп дает понятие значение бинокулярного параллакса для оценки третьего измерения в пространстве. Совершенно ясно, что при одном и том же размере предмета в глубину бинокулярный параллакс будет тем более, чем ближе рассматриваемый предмет к наблюдателю. И так же при постоянном расстоянии наблюдателя от предмета параллакс тем больше, чем более размеры предмета в глубину. Затем параллакс при прочих равных условиях будет тем более, чем более расстояние между бинокулярно рецепирующими станциями.

Отсюда имеем три важных вывода.

1. Две плоские фигуры, доводимые до совпадения в стереоскопе, дают ожидаемое впечатление глубины или выпуклости с их относительными измерениями, если оценено расстояние до предмета.

2. Стереометрическая рецепция и оценка относительных расстояний в глубину могут быть достигнуты для очень отдаленных районов видимого горизонта, кажущихся надали совсем плоской картиной, если рассматривать бинокулярно отраженные изображения соответствующих пейзажей в системе сильно расставленных зеркал, отображающих дальние предметы под весьма увеличенными параллаксами (рис. 50, ср артиллерийский бинокль Цейсса).

3. Если видимое под параллаксом правым глазом перенести на сетчатку левого глаза, и обратно, видимое под параллаксом левым глазом перенести на сетчатку правого глаза, получим инверсию рельефа; выпуклое будет оцениваться как вогнутое, и наоборот (рис 51; ср катоптрический псевдоскоп У и т е т а н а).

Эти два последние опыта являются простыми и убедительными эксперимента *сигис* для правильности положенной оценки бинокулярного параллакса] как условного фактора измерения на расстоянии в глубину.

ЛЕКЦИЯ XXXV

#### УСЛОВНОСТИ ЗРИТЕЛЬНЫХ ИЗМЕРЕНИЙ

Рецепция на расстоянии по световым сигналам (зрение) и по вибрациям жидкой или воздушной среды (слух) от источника раздражения открывает животному величайшие преимущества, по всей вероятности, тем, что дает возможность предупреждения более или менее задога до непосредственного соприкосновения с источником сигнализации о его приближении. Остающееся расстояние до источника сигнализации и остающееся время до соприкосновения с ним остаются в распоряжении животного для более или менее целесообразного маневрирования в смысле дальнейшего или сближения с источником раздражения или в смысле уклонения от



Рис. 51 Объяснение в темсте.

оближения. Это расстояние в протяжении и во времени, остающееся в распорядении животного до контакта с замеченным объектом раздражителем, весьма различно у различных животных. Сравните моллюска *Palaemon*, подвинувшего по подводному камню с выталкиваемыми вперед головными тентаклами, орла, высматривающего добычу с высоты, и адмирала в Гельголандском бою, редуцирующего от момента к моменту текущее положение ушедшего на поля видимости противника, да и большинства своих кораблей всего лишь по сигналам радио и по звонку в телефоне. Довольно просто понять, почему именно над редуцирами на расстойках должны были выстроиться перебрашные ганглии и затем кора большого мозга. Понятно также, как далеко должна была уйти кора большого мозга в своем развитии по сравнению с архипалудным типом для того, чтобы научиться удерживать в сфере точной рецепции удаленные предметы по таким неожиданным, окольным, полустием условным связям, как радиосигналы и телеграфил. Со значительной уверенностью мы можем сказать, что рецепция на расстойках в пространстве и времени послужила основой для изучения измерения и счету, восприятия законов среды и ритма.

И при всем том, что именно в практике и на задачах рецепции на расстойках посредством зрения и слуха должны были развиваться начатки наиболее точных знаний о вещах — геометрии, астрономии и физике, — чисто зрительное измерение на расстойках без сознательной проверки остается устным и носит в себе явные признаки отрывочности. Зрительная оценка величин на расстойках при всей ее относительной точности в исключительном значении для практики в теории остается несостоятельной. Строительницы проектов и предприниматели по сравнению с неопределенной рецепцией формы и измерения жилищем или неопределяемым жалом измеряющего масштаба на измеряемый предмет. Мы видели, что судить о размерах в глубинах предметного пространства мы можем при наличии биноклярного параллелья. Он дает нам наглядные признаки глубины и относительную меру ее. Однако в стереоскопах Брустера или Уитстона мы видим, что и две заведомо плоские картины, из бражающие вещи в двух перспективах отвечающих рецепциям того и другого глаза, воспринимаются призрачительно, как подлинный критерий этих картин в трех измерениях. Но этот оригинал заведомо не отвечает той действительности, которая фактически находится перед нашими глазами. И мы уже здесь вынуждены бы полностью отказаться от пресловутых «обманов зрения», как это было принято в обыкновение в недавнем прошлом в физиологических учебниках. В случае стереоскопа не говорить об «обмане зрения», вероятно, потому что здесь, во-первых, весь механизм перехода от плоских проекций к проектируемой вещи совершенно раскрыт для объяснения с самого начала, и во-вторых, потому, что тут сразу бросается свет на то, как мы физиологические условия рецепции глубины в реальном пространстве. Я полагаю, что в других случаях принудительного несоответствия фактически рассматриваемого тому, как оно рецептируется зрением, нет ничего неучительного говорить об «обманах зрения», следует же направлять внимание на условия возникновения данной рецепции, как таковой. Такой подход к делу по поводу каждого, на первый взгляд не совсем понятного случая, обещает нам раскрытие новых, может быть, еще не учтенных до сих пор условий зрительной ориентировки в среде.

Значение обязательного контроля для воспринимаемого зрительного образа в случае стереоскопа должно быть сформулировано так: при отсутствии обязательного контроля мы не имеем возможности различить действительный стереометрический предмет в трехмерном пространстве



и стереометрический образ кажущийся таковым вследствие подстановки под зрительные оси плоских изображений в перспективах, отвечающих бинокулярному параллаксу.

В том случае когда осязательный контроль дальности расстояния в глубину вообще не имеет и не мог иметь практического осуществления ни через протягивание осязающей руки, ни через локомоцию в сторону предмета, — измерительная оценка глубины теряет для нас последнюю достоверную опору и тогда самые отдаленные расстояния кажутся нам такими же, как самые близкие. На вопрос о величине луны мы с вами склонны были отвечать когда-то «Так, с медный пятак.»

Это опять-таки не «обман зрения», а поучительное течение рецессий при выпадении одного из ее руководящих контрольных факторов. За отсутствием осязательного контроля и при неуспешной попытке космографической установке наблюдения, человек оказывается очень мало вооруженным против рецессии луны как предмета небольших размеров, прикрепленного где-то близко от земли.



Рис. 52. Объяснение в тексте.

Чтобы видеть, с какою принудительностью зрительная оценка относительной величины предметов может отступить от осязательно проверенной, я рекомендую производить наблюдения следующим образом. Мы сами вначале, пользуясь точно градуированной линейкой, отмечаем на доске три точки на одной прямой на разных расстояниях между собою. Когда затем одна из промежутков между точками мы заполним рядом сближенных между собою дополнительных точек, этот заполненный точками промежуток начнет восприниматься как более длинный, чем заведомо равный ему по наложению соседний отрезок, оставшийся свободным от точек (рис. 52).

В другом случае мы чертим два заведомо равных отрезка и у одного из них ставим точку посередине, а у другого над флангом (рис. 53). Почти тотчас после постановки точек мы видим, что асимметричный чертеж оказывается длиннее симметричного.



Рис. 53. Объяснение в тексте.

Поскольку дело идет о принудительном нарастании для зрительной оценки отрезка прямой с того момента, как он наполняется промежуточными делениями или делается асимметричным, нельзя смотреть на это явление как на забавную странность или «обман зрения»; перед нами научная, а потому кажущаяся парадоксальной закономерность, которая требует самостоятельного изучения.

Ближайшее разъяснение этих закономерностей в том, что конкретный пространственный образ никогда не воспринимается зрением в отрыве от времени. Лишь путем специальной абстракции и препарирования превращаем мы его в чисто пространственное и «независящее от времени» постоянство. Нам приходится пережить некоторую тренировку в школе в тот момент, когда при первых уроках геометрии нас предупреждают, что надо считать «долгий» и неправильной попытку характеризовать отрезок линии как «долгий», или пройденный путь как «быстрый». Между тем, живая народная речь воспитывает нашу мысль с детства именно в органическом увя-

зымания пространства с временем, в однородности измерения протяжений по времени и пространству. Об этом мало мыслят так выразительно старинные имена наших русских деревень и урочищ «Долгий Луг», «Долгие Кусты». Но и в других языках — французском, английском, немецком — легко видеть такую близость пространственно-временных характеристик протекания в народной речи. С точки зрения того представления, что пространство в отдельности независимое от времени, как и время, в отдельности не зависящее от пространства, выделяют из реального пространства и лишь путем абстракции и искусственного препарирования, тогда как живое и конкретное восприятие совершается физически всегда в пространстве — времени нераздельно, мы приходим к догадке, что отрезок без делительных делений внутри его, как и отрезок симметричный представляется скорее на вполне объективных основаниях и именно потому, что пробегается он взором скорее, чем отрезок, составленный из подразделений и отрезки асимметричные.

Сначала мы пытались измерением времени рецепции симметричных и асимметричных отрезков, представленных у нас Е. Н. Броушtein, попытаться заметить здесь весьма своеобразные намерения по ходу наблюдения. Сначала при смене в поле зрения в беспорядке симметричных и асимметричных фигур получается более длинное время именно для симметричных фигур. Потом мало-помалу времени рецепции выравниваются с тем, чтобы вскоре перейти к более устойчивому положению, при котором время рецепции симметричных фигур тангент, как правило, было коротким, чем время рецепции асимметричных фигур. Удобно тому, как одна и та же группа букв сложившись в осмысленное слово, рецептируется гораздо быстрее, чем тогда, когда она предстает собою безымянное множество, так и правильная симметричная фигура рецептируется быстрее, чем асимметричная. Но, как оказалось, это так только в последующей стадии опыта, после того как наблюдатель пережил предварительное состояние с замедленным рецепцией имени для симметричного. Как это понять? Мы склонны в 1926 г. к следующему пониманию по хорошо знакомой аналогии. Когда мы входим в лес с безграничным разнообразием деревьев представляется издалека, мы не видим возможности сколько-нибудь рассчитать это множество текущих рецепций, и тогда лишь внимание останавливается и задерживается впрочем, как на чем-то неожиданном и исключительном на мгновение и лишь более или менее симметричных фигур. Мы берем их на примету чтобы по ним разбираться затем в пестрой смене рецепции. Через некоторое время если та же случай встречи с симметричными фигурами повторяется, они уходятся и рецептируются повторительно все быстрее, ибо сами по себе они уже утратили интерес и берутся только как знакомые предметы, чтобы по ним начать расчеты и детальный разбор асимметричных форм, на которые переключается теперь все внимание. Это переключение того же смысла, как в самом начале мы усматриваем с некоторым значительством положение и смысл геометрически правильных координатных осей посреди необозримого множества «неправильных фактов», а потом, по мере усвоения этих искусственно-правильных схем посреди «неправильного» множества начинаем пользоваться ими как «системами референции», с помощью которых начинают вскрываться неслучайные до этого правила, которым в действительности подчинены наблюдаемые факты.

Мы начинаем понимать, таким образом «объективный» смысл того почему восприятие дополнительных точек может изменить относительную величину рецептируемого образа в поле зрения. Так и во всех других случаях, прежде чем объявлять явление как «обман зрения», надо попытаться вскрыть его объективный смысл.

Следующее наблюдение будет посвящено такому опыту Целльнера. Я рекомендую проделать его по тому же методу, т. е. самим начертить сначала обязательно проконтролированные правильные фигуры, а затем посмотреть, как изменятся они в поле зрения в зависимости от некоторых добавок. Начертим несколько параллельных прямых (рис. 54). Они не имеют ни малейшей тенденции к пересечению. Теперь нанесем на них насечки под углом с наклоном то вправо, то влево. На наших глазах линии получают тенденции к сближению то влево, то вправо от рисунка. Рекомендуется экспериментировать над рисунком, чтобы видеть, как это изменение в отношении между параллельными зависит от увеличения числа насечек и от угла их наклона к горизонтальным. Дело объясняют тем, что зрительное измерение углов совершается через сравнение их с прямым углом и через попытку привести их к прямому. Острые углы при этом представляются тупее начерченных, а тупые — острее начерченных. Со своей стороны, я позволяю себе думать, что дело здесь заключается в условно-рефлекторном влиянии на рецепцию параллельных добавочных насечек, которые принимаются за сигнал перспективного удаления параллельных пар вправо, то влево от рассматриваемого участка. Дело идет здесь не о борьбе двух полей зрения, но о борьбе в пределах одного и того же поля зрения между рецепцией параллельных с перспективным изменением их продолжений.



Рис. 54. Объяснение в тексте.

Возможно, что в этом же направлении надо толковать возникновение и изменение кривизны в элементах фигуры в зависимости от угла наклона к ним дополнительных секущих (рис. 55). Квадрат деформируется наложенным на него секущими в смысле вытягивания соответствующего угла в сторону удаляющейся перспективы той «крыши», которая называется секущими.

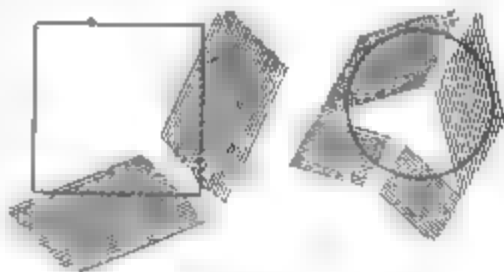


Рис. 55. Объяснение в тексте.

Окружность деформируется то в сторону уменьшения, то в сторону увеличения кривизны в зависимости от меньшей или большей перспективы в «крыше» секущих. Угол, задаваемый секущими, то стягивает, то растягивает наложенный на него рисунок. Что сходящиеся и расходящиеся прямые могут играть роль направляющих линий и для перспективной оценки наложенных на них фигур, это иллюстрируется нагляднее всего следующим образом. Сделаем набросок с контуром человеческой фигуры и воспроизведем с его помощью на доске соответствующую фигуру последовательно три раза (рис. 56). Как только мы добавим к этим фигурам пучок сходящихся прямых, фигуры до сих пор равномерные, принудительным для нас образом окажутся постепенно возрастающими по размерам, и легко заметить, что это произойдет от условно-рефлекторного действия сходящегося пучка прямых, принимаемого за сигнал удаляющейся перспективы. Наиболее удаленная в этой условной перспективе фигура рецептируется, как наиболее высокая. И это с настойчивостью наглядности при всем том, что мы сами чертили эти

фигуры как шаблонно-одинакие. К этой же категории метрической переоценки размеров заведомо равных отрезков в зависимости от появления на чертеже добавочных линий относится следующий случай, привлекающий к себе внимание в особенности своей простотой. Чертим на доске горизонтальную прямую линию (рис 57). Делим ее пополам. Затем к концам левого отрезка пририсовываем сходящиеся стрелки, к концам же правого отрезка пририсовываем расходящиеся стрелки. Тотчас же после

этой добавки левый отрезок становится значительно более длинным, чем правый. Как только сходящиеся и расходящиеся отрезки получают значение направляющих линий удаляющейся или приближающейся перспективы, удаляющийся отрезок начинает оцениваться как относительно большой, а приближающийся отрезок начинает оцениваться как относительно короткий. Возможно также дополнительное влияние кругов рассеяния на сетчатке, легко возникающих при не вполне фокусной рецепции рисунка. Круги рассеяния для правой половины рисунка будут, очевидно, сближены между собою по сравнению с левой половиной.

Рис. 56. Объяснение в тексте.

Роль кругов рассеяния отметил здесь **Э. Виткович**.

Когда мы сами вычерчиваем фигуры и затем наблюдаем деформирующее влияние на них дополнительных штрихов, преимущества такого наблюдения в том, что мы можем широко экспериментировать в нанесении дополнительных линий, дабы видеть значение их густоты, углов наклона, сходности или расхождения и т. п.



Рис. 57. Объяснение в тексте.

Почти во всех случаях, которые мы рассмотрели, можно заметить, что первоначальная зрительная рецепция начерченной фигуры, совпадающая с рецепцией ее контактным осязанием, удерживается и дает себя знать во все дальнейшее течение опыта с ее деформациями теми или иными влияниями. Дополнительные штрихи сжимают или растягивают фигуру, увеличивают и уменьшают ее по частям, но эти перемены и удается уловить потому лишь, что первоначально воспринятый образ дает себя знать и сопротивляется деформациям. Первоначальная рецепция фигуры, например, квадрата или окружности, продолжает играть роль исходной ориентировки для того, чтобы заметить и оценить дальнейшие деформирующие влияния. При этом первоначальный ориентирующий образ удерживается тем устойчивее, чем более он геометрически правилен, симметричен и прост, т. е. чем легче он воспринимается как целое, вполне закономерное

множество точек. В высшей степени замечательны наблюдения на большой сетчатке, опубликованные Фухсом в 1921 г. Когда мы имеем частично амблиопию сетчатки, т. е. местное притупление и искажение зрительного восприятия, то на пограничной зоне наблюдается следующее:

а) если правильная фигура воспринимается частью здоровой, частью амблиопической частью сетчатки, происходит сплыв образов, которые воспринимаются или целиком, как геометрически правильные, или как целиком деформированные;

б, окружность, эллипс, симметрическая звезда продолжают восприниматься как правильные фигуры, пока на слепую часть сетчатки приходится достаточный участок фигуры «часть фигуры содержит в себе закон целого»;

в) правильная фигура редуцируется целиком и в том случае, если на слепой части сетчатки нет ее продолжения;

д) положительный след правильной фигуры воспроизводится целиком, хотя бы определенная часть ее во время рецессии приходилась на слепую часть сетчатки.

В восприятии так называемых «правильных» фигур, т. е. хорошо знакомых и узнаваемых по своей закономерности, зрительный анализатор участвует и периферическими и центральными своими частями, а значит, выпад периферической реакции не мешает восприятию и узнаванию закономерности целого. Подобно тому, как геометр по сравнению, которому удовлетворит небольшой отрезок кривой, уже предвидит полностью весь остальной ход намечавшейся линии.

Способность экстраполировать и воспроизводить в качестве накопленного по форме пол житейского следа частично воспринятую фигуру разъясняет как одно затруднение, связанное со стереоскопическим одноким глубины по биноклярному параллаксу. Мы видели выше, что дело идет о зрительном ощущении стереометрического образа на расстоянии путем надвигания и отодвигания горизонтальной его предполагаемой передней и задней план. В свое время Дюве (1858, и Дюндерс (1867) указывали с достаточным основанием, что такое ощущение предмета посредством переменной конвергенции требует времени, между тем стереометрическое восприятие образов в стереоскопе получается уже при мгновенном освещении картины электрической искрой. Если «свещающая искра открывает зрительное поле для обозрения всего на 0,03 с, то от более или менее правильных и знакомых образов остается положительный след, достаточный по длительности для того, чтобы стереоскопическое узнавание его могло совершиться.

Давно поднимался вопрос, почему не дают нам себя знать слепые пятна наших сетчаток, соответствующие местам вхождения зрительных нервов. Для их открытия требуются специальные условия опыта Марротта. Экстраполирование видимых образов и амблиопические части сетчаток достаточно поясняют нам возможность подобного экстра- и интерполирования зрительных образов на области слепых пятен.

Когда дело идет о констатировании «правильных» образов в нашем зрительном поле, это значит, что мы узнаем на расстоянии более или менее знакомые нам относительно простые фигуры, многократно проверенные совокупностью зрительно-осознательных рецессий и измерений. Когда проверки осознанием быть не может и дело идет о предметах от нас очень отдаленных, мы продолжаем проектировать их применительно к тем правильным фигурам, которые всесторонне знакомы нам на основании практической осознательно-зрительной проверки в прошлом. Постепенно открывается на основании цепи накапливающихся сведений о видимом астрономическом пространстве, что первоначальный проект ночного светила,

представляющий его наподобие монеты, приделанной к потолку, хотя и прост, но не вполне точен и должен быть спроектирован совсем заново. Но и в новой, более близкой к действительности, редакции зрительный образ дум стоит перед нами, как проект обязательной реальности, находящийся от нас на расстоянии в пространстве и времени, но принципиально подлежащий как и всякое геометрическое тело обязательному контролю, лишь бы только добратся до него, преодолев расстояние.

Понаблюдать и решить удается в особенности аналогичные «правильные» зрительные образы, получается отброс их в среде с противоположным всем прочему материалу фактов упрямству в отношении наших попыток подчинить его известным нам привычным законам мерности. Мало-помалу мы переносим внимание на самые эти упрямые факты и научаемся распознавать и читать в них самих их своеобразную правильность, т. е. те самобытные и от нас независимые законы, которыми они подчинены. Вместе с тем и поле нашей рецепции в среде все расширяется по мере усваивания нами новых и новых ее законов. По мере усваивания правильностей и законов среды вырабатывается достаточно адекватный ключ к ее восприятию, т. е. специализирующийся аппарат рецепции «общать» и рецепировать мы можем только отношения, в отношении законов мерные, по мере того, как более или менее научаемся воспроизводить и отражать в своих приборах закономерный порядок воздействий среды на нас. Придуманное идеалистической философии положение, согласно которому внешний мир представляет собой беспорядочный и аморфный хаос сырого материала, в который впервые человеческая мысль вводит порядок и законы, не отвечает, без сомнения, физиологической действительности. Рецепция и мысленно отражает законы, данные в среде, но отражение это нельзя представлять себе, конечно, ни как механическое отображение рефлексов, ни как пассивное принятие отпечатка от твердой формы совершающегося мгновенно или даже независимо от времени, как независима от времени геометрическая форма в школьном представлении. Более или менее адекватное отражение исторически вырабатывается по мере возникновения способности замечать улавливать воспринять и воспроизвести новые стороны действительности, может быть, еще не виденные и не доступные для рецепции прошлого.

Мы много говорили о соотношениях между чисто зрительной фоторецепцией и непосредственно-контактной и кожно-тактильной рецепцией. Предметная рецепция в среде складывается из взаимодействия и взаимного контроля этих двух аппаратов восприятия. Взаимодействие аппаратов рецепции скрывает за собой взаимодействие соответствующих рефлекторных дуг. Сегментарная схема центральных приборов и рефлекторных дуг позволяет нам разобраться в порядке взаимного влияния телесных рецепторов и рефлексов на расстоянии, с одной стороны, с контактными рецепторами и рефлексами на непосредственное прикосновение кожных сегментов к раздражителю, — с другой. Рефлексы этих двух обширных порядков оказываются на положении то взаимно подкрепляющих и сотрудничающих систем, то на положении борьбы и торможения. Типичный случай последнего положения имеем мы там, где дело идет о влечении животного к предмету на расстоянии и о коррекции этого влечения по рефлексам с коротких дуг местного действия. Примеры этих отношений мы видели в экзиках, посвященных нервным центрам. Когда мы говорим о влечениях к дальнейшему жесточайшему раздражению и о корректирующих рефлексах реакция здесь, очевидно не принципиальная. Дело идет о мышечно-нервной деятельности, направленной то на более далекое рас-

стояние то на более близкое расстояние, или о нервных приборах более дальнего и более близкого действия. В результате взаимодействия впечатлений и коррекций возникает большая или меньшая глубина хронотопа, в пределах которого оказывается достаточно ориентированной жизнедеятельность того или иного вида. Сравните пределы доступной для текущей ориентировки окружающей среды в пространстве и времени у таких форм, как моллюск, бабочка, угорь, птица, кошка или человек.

Мощным орудием ориентировки в среде является возможность откладывать в складках памяти организованные следы от пройденных обстановок среды в связи с прошлыми впечатлениями и коррекциями в них. Это наши представления и памяти интегральные образы, опираясь на которые мы строим свои текущие проекты дальнейшего поведения в обновляющейся среде. Величайшие преимущества, возникающие с наличием этих следовых образов, связаны с тем, насколько мы можем привлекать их к текущему делу в порядке воспоминаний и справок и насколько далеко можно строить по ним предвидения и проекты предстоящего будущего.

В физиологической спитке мы говорим о борьбе полей зрения, о борьбе в одном и том же поле зрения между более или менее правильным образом и деформирующими его факторами, о расширенных отношениях между приборами умеренного и дневного зрения и т. д. Доложит здесь о борьбе рефлексов и о конфликте рефлекторных установок. На основании наших прежних соображений мы склонны думать, что эти случаи борьбы и конфликта между возбуждениями говорят всякий раз об общности субстрата, на котором принуждены разворачиваться сталкивающиеся процессы. Это побуждает ожидать, что тормозящее действие между встречными процессами может быть взаимным и пользу то одного, то другого. Поэтому было бы принципиально односторонним полагать, будто физиологическая коррекция действия всегда и везде сводится к ограничению и сбиванию дальнего проекта и влечения короткими контактными рефлексами. К коррекции очень часто выражается в сбивании ближайшего и трудно преодолимого контактного рефлекса дальним проектом. Памятным образцом этого служит Мудрый Спевол.

ЛЕКЦИЯ XXVI

## РЕЦЕПТОРЫ И РЕАКЦИИ ВОСЬМОГО ЧЕРЕПНОГО НЕРВА

Восьмая пара черепных нервов связана с рецепторами внутреннего уха. Здесь мы имеем три рода нервных рецепторов: 1) статитовые органы, 2) кристы полукружных каналов и 3, нервные выходы Кортиева органа в улитке. Первый и второй рецепторы связаны с вестибулярными ветвями VIII нерва и обслуживают рефлекторные приборы «нормальной» установки головы в поле силы тяжести вместе с рефлекторной поддержкой равновесия тела в пространстве в условиях покойной позы и при ускорениях. Третий рецептор внутреннего уха связан с кохлеарными ветвями VIII нерва и несет на себе функцию периферического восприятия собственно слуха. Под именем *vestibulum* мы имеем в виду ту часть кожного лабиринта, которая несет в себе нервные выходы отолитовых приборов и крист полукружных каналов. Под именем *cochlea* разумеется улитка со специально слуховым рецептором Кортиева прибора.

Мы имели случай говорить достаточно подробно о значении «нормальной» установки головы в поле силы тяжести как для организации покоейной позы тела наблюдателя, так и для возможности развить достаточно точное зрительное и акустическое наблюдение в окружающем пространстве. Покамест не обеспечивая

на достаточно продолжительное время поддержка неподвижной позы головы в пространстве, в распоряжении животного еще нет устойчивого «мечала координат», относительно которого было бы возможно достаточно точно наблюдать неподвижность или различные степени и направления движения предметов, а также расстояния до источников зрительной и акустической сигнализации. Для нас понятно, почему мощное развитие коры полушарий, т. е. аппарата ганглиозных надстроек над рецепторами

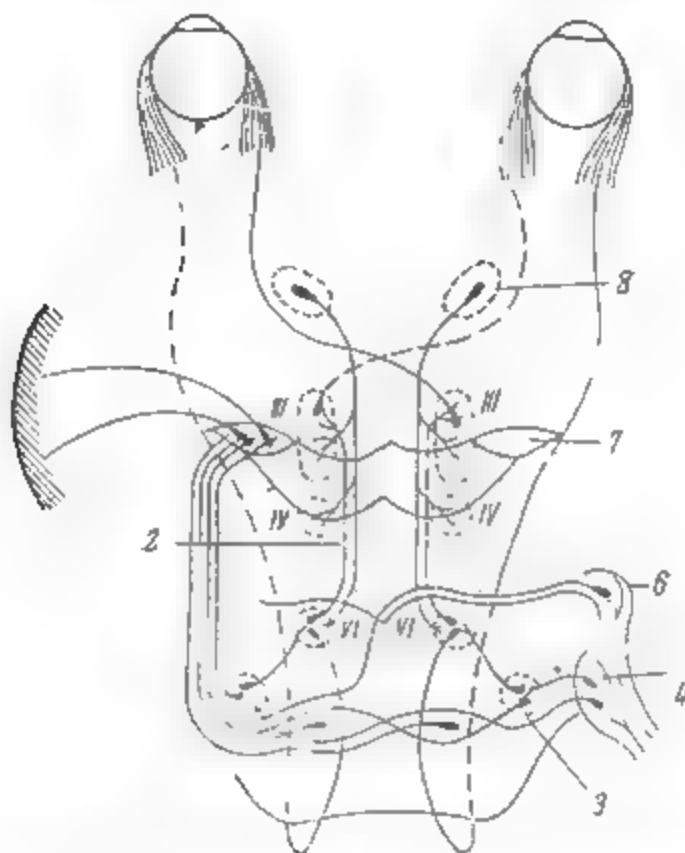


Рис. 58. Межцентральные связи аппарата установки глаза с аппаратом слуха

1 — слуховые центры в коре, 2 — задний продольный пучок 3 — *Olivus superior*, 4 — *N. cochleae*, 5 — *Nucleus ventralis*, 6 — *Tuberculum acusticum*, 7 — *Corpus geniculatum mediale*, 8 — ядро заднего продольного пучка.

время и слуха, начинается только в тех зоологических родах и видах, где успел сложиться в достаточной степени аппарат рефлекторной поддержки головы в неподвижной позиции, т. е. рефлекторные дуги тонической гипервации, опирающиеся на показания рецепторов вестибулярного лабиринта. Ближайшее соседство рецепторов вестибулярного лабиринта с рецепторами слуха, а также богатая увязка их посредством межцентральных путей с ганглиозной системой, обеспечивающей движения и установку глаз, перестают быть для нас морфологической случайностью. За этими анатомическими связями скрывается тесная физиологическая увязка установки наблюдательской позы животного с возможностью раз-



вить достаточно точную ориентировку на расстоянии по слуховым и зрительным сигналам (рис. 58).

Физиологическим порогом мы называем тот минимум действия внешнего раздражителя на возбуждаемые системы организма, который способен вызвать в последних слабые признаки реакции. В настоящее время следует считать установленным, что первым наиболее слабым типом реакции является местное и далее не распространяющееся возбуждение протонной ткани, продолжающееся очень короткое время в той области, куда был приложен непосредственно раздражитель. Этот слабейший признак возбужденного состояния, связанный с местной электроотрицательностью, продолжающийся очень короткое время на месте воздействия раздражителя, получил название «местного состояния возбуждения» (сов. excita жустате английских физиологов). Если усиливать прилагаемое раздражение легко достигнуть рубежа в величине раздражения, начиная с которого реакция возбуждения перестает локализоваться на месте раздражения и переходит в волны возбуждения, распространяющиеся на места раздражения и более или менее отдаленные области организма. Это уже начало типичной сигнализации с места раздражения к центральным органам. И мы имеем здесь второй физиологический порог, который предполагает для себя более сильные раздражения, чем те, которые характеризовали обоим первым порог, приуроченный к началу слабейших местных и нераспространяющихся реакций. Уливая раздражения над вторым порогом мы получаем более обширные области распространения волн возбуждения и, следовательно, более широко выраженные физиологические реакции. Наконец, мы можем достигнуть еще нового рубежа в величине раздражения, когда реакция начинает сопровождаться ощущением чего-либо или его характера или качества. Это — третий порог, и его приходится называть «порогом ощущения» в том смысле, как этот термин понимался в психофизиологических лабораториях. Таким образом постепенно увеличивая раздражение мы имеем переходные формы возрастающей реакции с качественными преобразованиями последней.

- 1) порог реакции местного нераспространяющегося возбуждения;
- 2) порог возникновения распространяющихся волн возбуждения и первых импульсов;
- 3) порог ощущения.

Третий из этих порогов предполагает в своей подпороговой области нервное возбуждение, успевающее подняться от порога местной реакции до порога возникновения распространяющихся волн возбуждения и далее до тех степеней нервной сигнализации, когда реакция начинает привлекаться сознанием. Этот третий порог и есть «порог сознания».

Поскольку процессы, возникающие над порогом сознания, предполагают для себя более значительные величины раздражения и более специфические условия они представляют более узкий сферу реакций в отношении обширности области распространяющихся нервных сигнализаций и процессов, которые остаются под порогом сознания. А область подсознательных нервных сигнализаций и координаций, в свою очередь, предполагает под своим порогом еще более обширную область местных реакций на слабые воздействия среды и ее факторы. Таким образом отношения между тремя порогами и областями реакций, которые этими порогами ограничиваются, могут быть представлены в виде трех последовательно входящих друг в друга пластов, в которых каждая соответствует промежутку между порогами 1 и 2, и 2 и 3, и 3 соответственно промежутку между порогами 2 и 3, в круг отвечает область сознания (рис. 58).

Естественно что когда дело доходит до возникновения ощущения в области сознания, тем самым предполагается предварительная работа более или менее сложной системы сигнализаций и координаций в под-сознательных областях  $\beta$  и  $\gamma$  подобно тому, как наблюдаемый нами на поверхности цветок кушанки предполагает осуществление сложнейших физиологических процессов в подводных частях тела этого растения. К тому моменту, когда возникают ощущение и восприятие в сознании, волны нервного возбуждения должны успеть проделать уже много путей между ганглиозными клетками и даже центральными ядрами. Наиболее «простое» и «элементарное» ощущение, которое мы можем получить в специальном опыте лаборатории, предполагает за собою более или менее сложную нервную работу в подпороговой области.

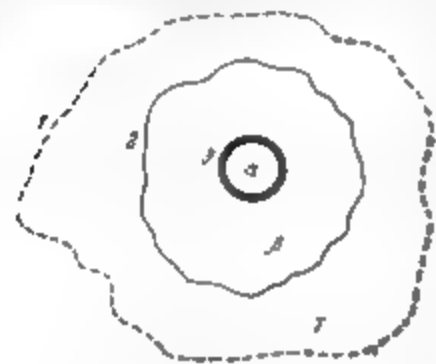


Рис 59 Объяснено в тексте.

Мы знаем, что порог возбудимости переменен. Есть достаточные основания полагать, что и порог на переходах от строго местных возбуждений к реакциям сигналирования посредством волн возбуждения, а от этих последних к реакциям, сопровождающимся ощущениями так же переменен. Момент наступления ощущений на основе возбуждений и сигнализации в афферентной системе может быть чело отставлен во времени, а возбудимость и смысл выявленная ощущений может быть значительно снижена в порядке сопряженных торможений по и в виду сосредоточения рецепции в аппаратах каких-нибудь иных различений. Когда

отрамок целится из ружья при биноклярном зрении, в поле его зрения имеется только правое поле зрения. Он воспринимает с точностью прицел, мушку и мишень. как они открываются на зрительной оси его правого глаза, тогда как сопряженное с текущей целевой установкой торможение в открытом левом глазу сказывается в том что соответствующее левое зрительное поле не ощущается, порог наступления ощущений здесь значительно повысился. Но это отнюдь не значит, что с левого глаза нет рецепций и сигнализаций к центрам. С левого глаза продолжают восходить нервные импульсы и подпороговые (в психологическом смысле) сигнализации, поскольку поле зрения левого глаза фактически не безразлично для установки стрелка в целом. Сопряженное торможение при доминанте на стрелковую цель сказывается при этом в расширении района подсознательных инерваций и в повышении порога для зрительных ощущений слева.

Поскольку до порога к  $\alpha$  имеет место сложный и многократный отбор восходящих нервных сигнализаций и импульсов в местах их конвергирования к межзачечным общим путям, обеспечивается и многократная проверка пропускаемых афферентных импульсов по степеням их соответствия и биологической адекватности стимулам и закономерностям внешней среды. Тем самым даны достаточные физиологические основания для того, чтобы ощущения и закономерности между ними в самом деле отражали собою закономерности внешней среды.

В некоторых областях рецепции пороги к  $\gamma$ ,  $\beta$  и  $\alpha$  оказываются очень сближенными между собою, т. е. локальная нервная реакция на местах очень быстро переходит в срочную сигнализацию к центрам, а реакция

центров почти сразу отражается в ощущении. Так обстоит дело, повидимому, в области собственно акустической рецепции в Кортиевом органе и кохлеарных ветвей VIII нерва. В других областях рецепции, напротив, почти вся работа остается в области  $\gamma$  и  $\delta$  и чрезвычайно редко вылезает себя над порогом ощущений в области  $\alpha$ . Такова, в частности, ведущая область проприоцептивной сигнализации и координации с включением в нее систем вестибулярного лабиринта. Мы постоянно пользуемся превосходными координациями и ориентировками нашего тела по показаниям проприоцепции и лабиринтов, тогда как ощущения из этой области доходят до нашего сознания лишь в экстремных случаях, при необычных положениях или при заболеваниях.

В предыдущих лекциях мы имели случай говорить о тонических рефлексах и преобразованиях позы тела в зависимости от проприоцептивных и лабиринтных рецепций. Шейные рефлексы, компенсаторные установки глаз, и нормальная установка тела по полю силы тяжести экстероцептивной установкой тела, все эти перераспределения тонуса протекают, независимо от ощущений и при абсолютном их отсутствии при перерезках нервного ствола. И в нормальных условиях, когда нам приходится в транспорте ехать стоя, мы сами постоянно отдаем себе отчет в том, как прекрасно наше тело удерживало равновесие в позе стойки своими рефлекторными средоточиями при всех колебаниях вагона без привлечения сознания, которое могло быть занято в это время какой-нибудь трудной задачей. Только в экстремном случае, по поводу особенно неожиданного толчка или большой центрабежной силы на закружении привлекается сознание к задаче удерживать равновесие позы. И тогда мы привлекаем к делу аппараты зрения и сознания.

Если приследить собственно за проприоцептивными и вестибулярными рецепциями при закрытых глазах, то можно заметить некоторые специальные ощущения, смысл которых раскрывается тотчас же. Равномерное движение нашего тела в целом при закрытых глазах ощущается лишь вначале и в конце, при положительных и отрицательных ускорениях. Достаточно быстрые движения в лифте при подъеме и опускании с вызванными головными ощущениями отяжеления в первом случае и облегчения — во втором. В то же самое время можно уловить реакцию тонического сгибания ног в первом случае и тонического разгибания — во втором. Таким образом, когда тело несетя навстречу силе тяжести, возникает рефлекторная тенденция присесть, и это воззв приседания отражается в сознании как отяжеление тела. Когда тело несетя от силы тяжести, наблюдается рефлекторная тенденция выпрямиться и позы выпрямления отражается в сознании как облегчение. Когда в порядке симптома Бараньи поднимается и выпрямляется рука в позе *U-entzischen*, то человек с закрытыми глазами ощущает всего лишь неожиданное облегчение в той руке, которая поднимается. Если правый лабиринт подвергнуть действию холода или вклада, происходит вращение шеи и головы вправо, отклонение разогнутых рук вправо с постепенно развивающимся склонением корпуса вправо же, наконец, падение вправо и назад. В это время, если глаза закрыты, ощущается лишь облегчение слева и отяжеление справа, на стороне падения. Обобщенное ощущение отяжеления лабиринтов влетает через некоторое время падение вперед, при этом человек ощущает в теле движение вперед, а если открыты глаза, — вращение окружающих вещей около фронтальной оси на  $90^\circ$  назад. Обобщенное сопротивление лабиринтов ведет к отклонению и далее к падению назад, с ощущением движения назад и вращением вещей вперед. Когда руки в порядке тонического рефлекса опускаются, рождается ощу-

щение их от тяжести. Когда они рефлекторно поднимаются, возникает ощущение их облегчения.

Это — поучительные примеры соотношений между ощущениями и движениями в теле. Наблюденный традиционный способ экспериментального изучения ощущений в психологических лабораториях заключался в выводе «элементарных», точечных восприятий в коже в совершенно искусственных условиях точечного прикосновения раздражителем к покровам и при инструкции испытуемому не двигаться во время опыта. Более удачные и более близкие к природе условия даны там, где есть возможность наблюдать и изучать натуральные сочетания двигательных реакций и сопровождающих их ощущений с переходами и зависимостями между ними, как это дается в руки наблюдателя и только что приведенных примерах ощущений, сопровождающих столь регулярно тонические рефлексы.

Как видно, в области лабиринтно-проприоцептивных реакций сфера рецепций и регуляций между порогами 1 и 3, т. е. в подкорковых районах  $\gamma$  и  $\beta$ , очень обширна, и до ощущений в области  $\alpha$  доходят только сложные результаты нервной интеграции, успевающие сложиться в текущих условиях. То, что психологу представляется, как простое и далее неделимое, «элементарное» ощущение физиологу раскрывается, как чрезвычайно сложный результат взаимодействия, проведения, попутной трансформации и координирующего торможения нервных влияний и импульсов, прибирающих от мест исходного раздражения до таламусов и до ганглиозных слоев норы большого мозга. Поскольку до порога сознания доводятся интегрированные результаты возбуждения межцентральных механизмов, бесчисленное множество раз проверенных в опыте поколений, в порядке наследственной передачи и в порядке пробных временных связей и границах индивидуального опыта, закономерности восприятий и ощущений отражают собою закономерности обновляющейся среды.

В общем, как правило, однообразно затянута, монотонная и автоматизированная деятельность перестает ощущаться при всем том, что проприоцептивные сигналы идут к центрам неуклонно и длительно. Тем больше готовность центров отметить срочным сигналом ту или иную новизну и быструю перемену в среде и в теле наблюдателя. Экстремный раздражитель 1) обращает на себя внимание, 2) тормозит образование и воспроизведение временных связей, 3) может вызвать ощущение, 4) тем самым привлекает к данному экстремному раздражителю внимание верных этапов, и с этого момента вступают в дело те механизмы высшей нервной деятельности, которые мы называем комбинаторикой, выбором, изобретательством, талантом предвидения и стратегической находчивости.

Биологически нет ничего особенно парадоксального в том, что увлеченные и древние нервные механизмы, действующие под порогом сознания, могут реагировать на ближайшую среду и решать простые задачи более тонко и безошибочно, чем более высокие и новые механизмы верхних центральных этажей с их склонностью к пробному выбору из множества уравненных возможностей. Бывает подчас очень полезно для забывшегося в лесу всадника бросить повод и подожиться на коня, который выведет к жилищу по обонянию.

Адекватными раздражителями для вестибулярных рецепторов являются тяжесть с ее направлением (отолитовые органы в *utricle* и *sacculus*) и затем ускорения положительные и отрицательные

(полуциркужные каналы со сложными гребешками в ампулах). В теснейшей связи с принципиальными приборами показавшие vestibularного лабиринта ориентируют первые центры в обеспечении и организации оперативного похода, т. е. поведения покойного (методами) наблюдения посредством рецепторов на расстоянии.

Рефлекторно поддерживаемая поза относительно оперативного похода является фоном, на котором размышляются отдельные эпизоды фазной рефлекторной деятельности под влиянием текущих стимулов из внешней среды. У только поддерживаемая поза испытывает частичные или более или менее обширные торможения когда приходит время дать место тому или иному срочному рефлексу на экстренный сигнал среды. По общему правилу кинизе фазы рефлекторной деятельности при этом торможении уступают место реакции более мысленного этапа. Постепенно, в процессе фило- и онтогенеза к культуре вырабатывается умение видеть и рассматривать среду при покое конечностей, т. е. без попыток действительного осознания. Еще следующая ступень — умение думать без усилий т. е. разбираться в среде дающе и вне границ непосредственного световой рецепции. Можно привести немало исторических примеров, когда глупый мыслитель и одаренный геометр оказывался слепым с раннего детства. Да будет мне позволено вспомнить здесь добрый образ из моего детства — слепца Платона. Извлекая, крестьянина деревни Шатина Арефимской волости, прежнего Рыбинского уезда, сосредоточенного умника и путника по окрестным лесным дорогам и речным давам, через которые он пробирался безошибочно мысленно персты, щупавшая дорогу жезлом и поддерживая такую беседу с самим собой или со встречными людьми. Данные наблюдения говорят, что неслучайным условием развития мозга и чувственных способностей у слепца является сохранность слуха. Природные глухие люди или отложившие в раннем детстве являются почти всегда людьми с более или менее упитанной чувственной жизнью. Слух является еще более необходимым рецепторным аппаратом для развития коры головного мозга, чем зрение. И мы можем сказать, что умение предвидеть события по слуховым сигналам, независимо от зрительной рецепции, есть достижение еще более высшей культуры головного мозга, чем все предыдущие ступени его развития. Сравните с предыдущими положениями фазы в спаренном бою, когда он видит лишь ближайших к себе представителей своей эскадры и также лишь ближайших корабли противника, тогда как все прочие силы сражающихся сторон связаны с ним только при помощи условных сигналов радиопередачи, а ответственность за ход боя и за тысячи подчиненных человеческих жизней зависит всецело от степени умения отражать срочно в своем представлении все непрерывные изменения в расположении сил невидимого противника относительно невидимых же частей подкомандной эскадры. Покойный Циолковский называл ушной лабиринт, включая в него оба его отдела, органом математического восприятия, настолько аппарат рецепции и восприятия непрерывными переходами является здесь и аппарат точного мышления и предвидения событий на громадных расстояниях в пространстве и времени. Я имею в виду одну из последних работ Циолковского «Das Ohrlabirynth als Organ des mathematischen Sinnes» (Berlin, 1948).

Теперь мы должны перейти собственно к слуховому отделу лабиринта, к тем нервным выходам VIII нерва, которые носят название *striae acusticae* и расположены в улитке (*cochlea acustica*). Улитка развита только у высших позвоночных двух великих классов *Sauropsida* и *Mammalia*. Можно ли смотреть так, что длина улитки и ее скрученные возрастанут по мере развития слуховой рецепции? Здесь надо принять во внимание следующий ряд:

стимул	продолжител. улитку	число оборотов
4 ж и 10 ж	имеет	в 2 1/2
мощный и средний	"	в 2
был	имеет	в 3 1/2
морская свинка	"	в 4 1/2
тушканчик	"	в 5 оборотов

У нас нет никаких оснований полагать, что бык или тушканчик являются музыкальными животными. Впрочем мы увидим далее, что это более или менее явный предрасудок — усматривать в музыкальном

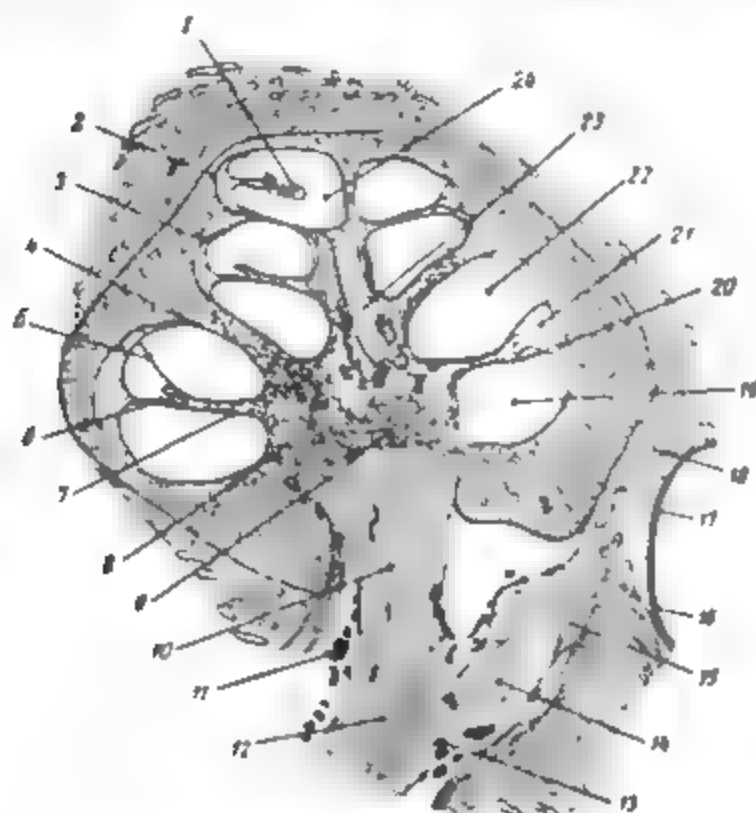


Рис 10 Улитка новорожденного в разрезе по оси (из Абдеркальдена)

Сред. черт. хиндальний: 1 — вилка, 2 — феттшну новорожденного ребенка 1. *Notulus laminae spiralis*, 2 — клеточный аппарат, 3 — верхний виток, 4 — базальный виток, 5 — *Membrana vestibularis* Кнеллиги, 6 — *Lamina basilaris* (спира из *membranacea*), 7 — *Lamina spiralis* олов., 8 — *Ganglion spirale cochleae*, 9 — *Basis media*, 10 — *N. cochlearis*, 11 — *Modiolus acusticus internus*, 12 — *N. acusticus*, 13 — *N. vestibuli*, 14 — *Ganglion vestibulare*, 15 — *N. vasculare*, 16 — стенка *vacuolae*, 17 — *Macula acustica vacuoli*, 18 — *Spatium perilymphaticum vestibuli*, 19 — *Scala tympani*, 20 — *Flag spirale cochleae*, 21 — *Ductus cochlearis*, 22 — *Scala vestibuli*, 23 — *Modiolus*, 24 — *Helicotrema*.

восприятие главную функцию слухового рецептора. Это — предрасудок человека и, в особенности, городского человека. В натуральных условиях работа слуха направлена в особенности на задачу восприятия более или менее чистых тонов и шумов, по которым можно было бы достаточно точно ориентироваться в расстояниях и направлении источников звуков.

## КОРТИЕВ ОРГАН

Зачаток будущей улитки представляет собою соединительнотканное образование, которое по мере развития подвергается историчному рассасыванию в отдельных участках параллельно с окостенением футляра. В результате остаются перилимфатические полости между кожей улитки и костным футляром. К костной улитке относится, таким образом, деликатный прибор, заключенный в защитный футляр — костную улитку, причем в костном футляре остается как бы запасное пространство полостей, выполненных перилимфой (рис 14). Перилимфатические полости называются на латыни, от свальтового окна *fenestra ovalis*, в которое толкает подвижное стремячко среднего уха, когда оно приходит в колебания со стороны барабанистой перепонки. От свальтового окна перилимфатическая полость поднимается над кожей улитки и параллельно с ней в виде влива *scala vestibuli* вплоть до улиткового канала *helicotrema* на вершине улитки, этот последний канал образует сообщение восходящего коридора *scala vestibuli* с нисходящим коридором *scala tympani*, который является продолжением перилимфатической полости, идущим теперь уже под кожей улитки вплоть до круглого окна (*fenestra rotunda*). Круглое окно влитано соединительнотканной перегородкой, которая не касается створку полости среднего уха под влиянием колебаний перилимфы, когда последняя испытывает толчки со стороны стремячка и *fenestra ovalis*. Кожистая улитка называется внутри костного футляра прикрепленной с одной стороны к костной пластинке *zincus spiralis*, с другой — к стенке футляра, образуя на поперечном сечении треугольник, направленный вершиной к *zincus spiralis*, а противоположной стороной — к противоположной стенке футляра. Внутри кожной улитки имеется канал *ductus cochlearis* продолжавшийся на протяжении всех вышних параллельно предыдущим перилимфатическим коридорам. Он наполнен эндолимфой и отделен от *scala vestibuli* тонкой кожной пластинкой *membrana Reissneri*. От *scala tympani* он отделен более плотной соединительнотканной стенкой *lamina basilaris*, в которой обращают на себя внимание поперечные соединительнотканные тяжи, или струны, натянутые от *zincus spiralis* до противоположной стенки костного лабиринта. *Lamina basilaris* является соединительнотканной продолжением верхней поверхности *zincus spiralis*, который образует собою относительно *ductus cochlearis* костное дно, называемое *lamina basilaris ossis*. На дне кожной улитки располагается главный нервный аппарат улитки с нервными выходами *striae acusticae*, это и есть собственно рецептор слуха, или Кортиев орган. Он состоит из эпитимпального валика с нервными клетками, снабженными волосками, в кроющей этот валик соединительнотканной пластинке *membrana tectoria*. Как надо полагать, колебания эпителиальных валиков относительно *membrana tectoria* и служат адекватным раздражением для волосковых нервных клеток, выходящих на поверхности валиков и прикасающихся волосками к *membrana tectoria*. Кортиев орган с одним эпителиальным валиком и множеством нервных клеток на его поверхности (рис 15, схема 1) соответствует слуховому прибору птиц. Двубрюшной Кортиев орган млекопитающего характеризуется двумя эпителиальными валиками малым (а) и большим (б), причем и тот и другой служат опорой для множества нервных клеток (схема 2). Наконец, у взрослого млекопитающего дает себя знать дальнейший процесс рассасывания и дифференцировки в массе органа (схема 3). В малом валике появляется новая полость — Кортиев коридор в виде крышки со стропилами в виде так наз. Кортиевых стрел, опирающихся с одной сто-

роны на подвижную *lamina basilaris membranacea*, а с другой стороны на неподвижную *lamina basilaris ossea*. В большом валике появляются также полости. Собственно нервные клетки оказываются сосредоточенными в малом валике около Кортиевых стрел и притом так, что близ вершины внутренних Кортиевых стрел в сторону *sulcus spiralis* волосковые нервные клетки вытянуты в одну шеренгу, а близ вершины внешних Кортиевых стрел, на стороне Гензеновских опорных клеток, такие же волосковые нервные клетки вытянуты в три шеренги. Стропила Кортиева коридора, т. е. Кортиевы стрелы расположены так будучи сочленены между собою в концы крыш — они опираются на стороне *sulcus spiralis* в костную пластинку *lamina basilaris ossea*, а на стороне Гензеновских клеток — в соединительнотканную *lamina basilaris membranacea*. Надо догадываться, что

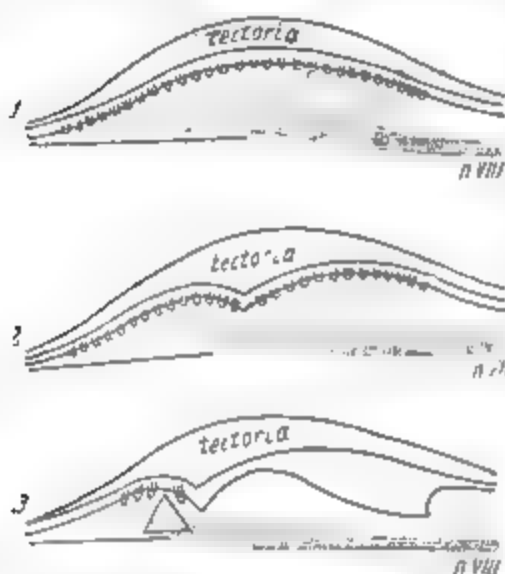


Рис. 61 Схема поперечных сечений Кортиевых органов 1 — adult, 2 — эмбриона микропитающего и 3 — взрослого микропитающего.

половина Кортиева органа успевает расшириться от овального окна до путика в 12 раз. Нервные реденторы включены, как сказано, в архитектуру Кортиева органа, располагаясь в четыре шеренги по сторонам Кортиевых стрел, служащих стропилами Кортиева коридора (или «Кортиевой галереи», как иногда выражаются). Кортиевых стрел в утробе и в детстве 5600, а во взрослом состоянии 3850. В то же время волосковых нервных клеток во внутренней шеренге 3500, а в трех внешних шеренгах 20 000. Собственно нервных волокон, отходящих от Кортиева органа к центрам, не свыше 4000. Внешние волосковые нервные клетки оказываются как бы причлененными к специально дифференцированным опорным клеткам Дейтерса. Надо полагать, что при толчках в эндолимфе нервные клетки могут терпеть перемещения относительно этих опорных клеток Дейтерса. С другой стороны, подвижность верхнего конца нервных клеток о волосками ограничена тем, что весь клеточный аппарат органа припрятан здесь сетчатой оболочкой *lamina reticularis*, в отверстия которой высовываются волоски слуховых клеток. Рядом с областью Дейтеровых клеток и опирающихся на них трех шеренг слуховых клеток расположены мас-

при толчках в лимфостях, выполняющих перилимфатические и эндолимфатические коридоры улитки, Кортиевы стрелы и опирающиеся на них части опорного и нервного аппарата терпят сдвиги внутри Кортиева органа, поскольку опора внутренних стропил (стрел) остается неподвижной, а опора внешних стропил (стрел) будет перемещаться.

Обращаясь к Кортиеву органу собственно человеческого улитки, надо отметить следующее. Общая длина *laminae basilaris* вдоль по каналу улитки достигает 33,5 мм. Ширина *laminae basilaris membranacea* близ овального окна 0,041 мм. Постепенно расширяясь по мере восхождения к вершине («путику»), улитки, она достигает здесь 0,495 мм. Иными словами, соединительнотканная основа, на которой покоится внешняя



спавшие опорные клетки Гензена, переходящие еще ближе к стенке улитки в слой невысоких клеток Клаудюса. В-сь эпизарат покрыт довольно массивной «впячивающей оболочкой» (*membrana testoria*), которая на гистологических препаратах склеивается обыкновенно прилипательной лишь с одной стороны. Ее односторонность *unilateralis* тогда как другой ее край представляется свободным в эндостифе. Надо добавить, что это — последствия препаровки: тогда как в норме *membrana testoria* прикреплена и другим ее концом к ретракте и контуру Кортисова органа и выдвинутым волоскам нервных клеток. По направлению к цулику улитки *membrana testoria* расширяется раза в три при этом, видимо, расслабляет в своем натяжении над клетками Кортисова прибора.

В *lamina basilaris membranae* издавна обращают на себя внимание остинительные тонкие тяжи как бы струны, протянутые поперечно от *limbus testoriae* к диаметру к ретракте, лежащей еще костной улитки. Таких струн, тончайших и чуждых подергиваниям в струнах сплошной соединительной ткани *lamina basilaris membranae*, у человека насчитывается 24 000.

Акустикой раздражением уха служат звуковые волны, т. е. продольные колебания сгущения и разрежения воздушной или жидкой среды. Условием передачи звуковых волн в том, в какой степени жидкая среда и сама не будет воспринимать и воспроизводить и интервалы возрастающих и падающих давлений во внешней среде. Известно, что инерция жидкости возрастает пропорционально квадратам частоты колебаний. Поэтому при мере возрастания частоты звуковых колебаний приходится чрезвычайно увеличивать силу звукового раздражения, чтобы удерживать раздражение на пороге. Замечено на колебаниях над колебаниями круглого окна лабиринта, являющегося колеблемым пунктом колебаний перитимры, что оно падает у человека не слыше 20 колебаний в секунду. Существует выразительный пороговый ритм частоты и силы раздражения слухового прибора. С возрастанием частоты звуковых колебаний до некоторого предела получается выигрыш в силе звучания, требующейся для наступления порога восприятия, но после этого предела приходится все увеличивать интенсивность звука, чтобы он был слышим в области высоких тонов.

Заслугой Гельмгольца, а затем Прайера является точное определение границ слухового восприятия т. е. тех частот звуковых колебаний, которые еще доступны различению слуховыми рецепторами. Нижнюю границу определяют, применяя длинные струны с заглушением для ослабления обертонов. Верхние границы довольно удобно определяются при помощи цилиндров Кёнига. В этом приборе мы имеем набор металлических цилиндров, дающих при ударе следующие звуки, соответственно номерам цилиндров:

Номер цилиндра	Тон	Длина цилиндра	Число колебаний в секунду
1	ut do <sup>+</sup>	144	4096
2	ut	108	5120
3	sol <sup>+</sup>	81	6144
4	re do <sup>+</sup>	64	8192
5	re <sup>+</sup>	48	10240
6	fa <sup>+</sup>	36	12288
7	ut do	27	16384
8	do	21	20480
9	re <sup>+</sup>	16	24576
10	ut do <sup>+</sup>	12	32768

Верхний предел слышимости оказывается:

для детей около . . .	20 000	колебаний в секунду
• взрослых около . . .	15 000	» » »
• пожилых » . . .	13 000	» » »
• стариков » . . .	5 000	» » »

На человеке физиологическим критерием слышимости служит наличие или отсутствие слухового ощущения. Метод условных рефлексов И. П. Павлова дает возможность определить на животных, до каких пределов частоты акустический раздражитель еще может служить условным сигналом для тех или иных рефлекторных реакций. Оказалось, что собака различает звуки еще в пределах 80 000—90 000 колебаний в секунду.

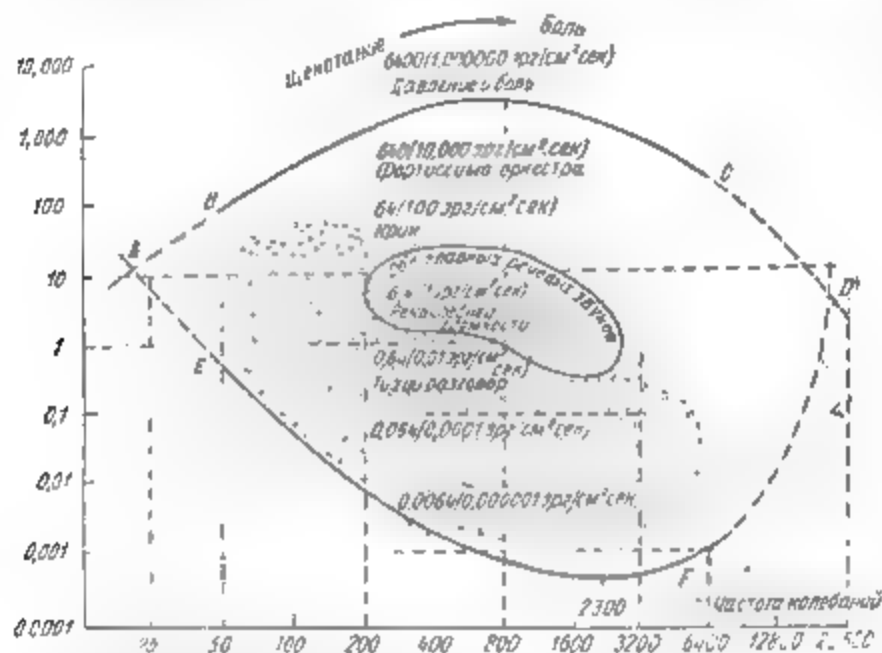


Рис. 62. Площадь слуховой реакции (по Вегелю и Гильдмейстеру). По оси абсцисс отложена возрастающая частота колебаний, по оси ординат — сила колебаний, выраженная в дин/см². Дина есть сила, сообщаемая массе в 1 г в 1 сек ускорения в 1 см. При этом 6 4 дина на 1 см² сек соответствуют 1 эргу на 1 см²/сек. Для пересчета в единицах энергии надо помнить, что 1 граммакалория равна  $42 \times 10^{-8}$  эрга.

Вегель и Гильдмейстер в 1922 г. подвергли еще раз точному измерению психику и физику силы и частоты звуковых колебаний, в пределах которых развивается слуховая рецепция, и получили при этом предельные контуры той площади слухового восприятия, в пределах которой возможно слуховое различение. Если начертить эту площадь относительно координатных осей, в которых по оси абсцисс отлагаются возрастающие частоты колебаний, а по оси ординат — возрастающие интенсивности звука, мы получим две пересекающиеся своими ветвями кривые с критическими точками для одной вверх, для другой вниз (рис. 62). Первая кривая дает пределы силы слухового восприятия звука для различных частот; за этими пределами колебательное раздражение чрезмерной силой воспринимается уже не как акустическое качество, но или как:

щекотание, если частоты колебаний умеренны, или как боль, если частоты колебаний высоки. Вторая кривая дает пороговые пределы силы раздражений, необходимые для начала слабейших слуховых восприятий при различных частотах колебаний. Как видно, имеются весьма выразительные орты и резина звукового раздражения и слухового восприятия, причем как в сторону пороговых, так и в сторону максимальных раздражений. Физиологи привыкли паспортизировать возбудимые системы по их возбудимости, т. е. в порогах. Надо признать, что возбудимая система паспортизируется несравненно полнее и, вместе с тем, определеннее, когда даются «площади реактивности», ограничивающие всю область тех точек с координатами силы и частоты, которые лежат в пределах адекватных раздражений для данного прибора. Было бы очень важно охарактеризовать систематически и сравнительно в таких площадях реактивности разнообразные возбудимые системы организма, как это сделано для слуховой рецепции. Для нервно-мышечного препарата лягушки соответствующий паспорт определил с некоторыми приближениями П. Г. Улленберг (1937). Наверное, нашим глазам откроются новые закономерности, когда мы получим возможность сопоставления взаимодействующих возбудимых систем по их паспортам в виде площадей реактивности.

Точки на площади Вебера и Гильдемейстера определяются в координатах силы и частоты раздражения, причем сила звука измерялась в эргах на кв. сантиметр в секунду ( $42 \times 10^{-4}$  эрга = 1 граммакалория). Здесь имеется возможность в пределах площади слухового восприятия различить еще степени громкости восприятий. Следующая таблица дает конкретный пример таких определений.

Сила звука эрг см <sup>2</sup> /сек	Давление для см <sup>2</sup>	Громкость восприятия
0,00001	0,0064	слабо различимый звук
0,0001	0,064	тихий часовой
0,01	0,64	тихий разговор
1	6,4	речь средней громкости
100	64	крик
10000	640	фортиссимо оркестра
1000000	6400	большое давление

Область звуковых сигнализаций и слуховых восприятий, применяющихся в речевой практике, представляет собою небольшую замкнутую площадь в средних частях общей площади слуховых восприятий.

ЛЕКЦИЯ XXXVIII

### ТЕОРИИ СЛУХОВОЙ РЕЦЕПЦИИ

В звуке мы различаем **силу** (величину амплитуд звуковых колебаний), **высоту** (длину периода звуковых колебаний) и **тембр** (форму периода звукового колебания).

Теории слуха должны объяснить: 1) каким образом звуковой раздражитель действует на соответствующие рецепторы и 2) как возможно в рецепторе дифференциальное различение в трех указанных направлениях.

Руководящие теоретические перспективы в этой области открылись после того, как французский математик Фурье по поводу совсем других физических явлений развил принципы гармонического анализа («Théorie analytique de la chaleur», 1822).

Фурье показал, что периодична какой угодно сложности, если только в ней сохранится в точности повторяющийся период, может быть разложена на определенное число простых синусоид, сумм в которых она является. Это значит, что лишь бы у нас было ручательство в том, что данный колебательный физический процесс после ряда колебаний возвращается опять в некоторое состояние, а интервалы между такими похожими состояниями являются точно повторяющимися периодами, хотя бы и очень сложными, мы уже можем ручаться и за то, что такой правильный периодический процесс разлагается на ряд простых синусоид, суммированием которых он получен.

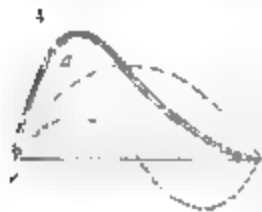


Рис 63. Суммирование с ус-д. Мит-спе. не в темноте.

Если суммировать ординаты пунктирных синусоид  $a_1$ ,  $b_1$  и  $c_1$ , с  $e_2$  (рис 63), а соответствующие суммы отлагать для соответствующих моментов на перпендикулярах к оси абсцисс, мы непосредственно перейдем к более сложным периодическим кривым  $A$ ,  $B$  и  $C$ . Обратно, выпрямляя полупериод  $a$  до совпадения его с осью абсцисс, мы сдвигаем дополнительные колебания сложного полупериода  $A$  до оси абсцисс и в этот момент убеждаемся, что эти в свою очередь — совершенно правильные синусоидальные колебания  $a_1$ . Точно тем же путем спрямления полупериода  $b$  мы выкроем в  $B$  синусоидальные колебания  $b_1$ . И также спрямлив полупериод  $c$  выкроем в  $C$  синусоидальные колебания  $c_1$ . В более сложных случаях за сложным гармоническим периодом может скрываться весьма много синусоид, и мы можем их выписать одну за другой путем последовательного спрямления одного из этих колебаний за другим. Достоимость или недостоимость такого гармонического анализа колебательного процесса зависит от того, есть ли у нас точные данные за то, что данный колебательный процесс в самом деле периодически повторяется, хотя бы и с чрезвычайной сложностью периода.

Известному физику Ому (1839) принадлежит идея, что слуховой орган способен автоматически анализировать звуковую массу (сложную периодичку) по той же схеме, как это делает математик при гармоническом анализе, т. е. выявляя сумманды. Предположение Ома было бы заманчиво, если бы в распоряжении слухового рецептора было столько же приборов способных к простому периодическому колебанию, сколько простых звуков входит в состав входящих звуковых масс. Если бы в распоряжении нашего уха был достаточный набор струн, относительно легко издающих в соколебание и резонанс по поводу колебаний, входящих из внешней среды, то по фактически входящим в резонантное колебание струнам мы имели бы возможность судить о том, какие простые синусоидальные периоды скрываются в себе входящая звуковая масса. Получился бы автоматический совершающийся гармонический анализ сложной звуковой массы на ее простые сумманды. Отсюда, развивая идею Ома, Гельмгольц дал в 1863 г. свою знаменитую резонансную теорию слуха.

А. Р. С. и научная теория Человек различает простые звуки от 16 до 11 1/2 колебаний в секунду (шахматы до 30 000 колебаний в секунду, т. е. около 12 октав. Специально в музыке различаются колебания от 16 1/2 в секунду (= контрабас), до 4244 в секунду (с мажор (флейты), т. е. около 8 октав.

Гелъмгольд показал, что в пределах одной октавы человеку доступны еще до 600° различий. Меньс был убежден в том, что люди фактически могут различать тона, различия по числу колебаний, как 500 и 500,3 в секунду, или 1000 и 1000,5 в секунду. В таком случае на 12 октав три вальса бы  $600 \times 12 = 7200$  отдельных рецензоров, а на 8 октав различия по различия  $600 \times 8 = 4800$  отдельных рецензоров.

Звуковые колебания передаются в виде волновых движений в перилимфе, которые вызывают резонирующие колебания отдельных струн *limbus basilaris membranaceus*, ствуда Кортнев орган, лежащий на названной мембране, и вызывает соответственное раздражение соответственных местом текущего колебания в струнах.

Как помним, под статка в струнах нет. По численности Ретцгуса в человеческой улитке имеется до 24 000 струн при количестве черных клеток Кортиса аппарата 2100 внешних и 3500 внутренних, тогда как фактически диапазон звуковых восприятий нуждается бы в пределах в 7200 резонаторах. В пользу концепции Гельгольца можно привести следующие основания:

а) Наружный и внутренний первые обороты элитки в начале Кортивана органа, где *lamina basilaris membranacea* и, более узкая, а струны в ней наиболее коротки — с. ров. даются глухими на высокие тоны (Моос и Штейнбрюкк, 1880).

б) Если на одной стороне разорваться Кортез орган полностью, а на другой стороне разрушать его отдельные участки, можно убедиться, что восприятие высоких тонов связано с основанием улитки, а восприятие низких тонов с куполом ее.

с) При продолжительном монотонном звучании наблюдается раздельная адаптация (или утомление?) Кортиева органа, свидетельствующая о более или менее точной раздельности аппаратов воспроизведения отдельных тонов.

д. В амойные частичные выпады и атрофии слуха на узкие промежутки музыкальной шкалы.

е) Обращает на себя внимание замечательное обстоятельство, что к тому моменту эмбрионального развития, когда начинается различение слуховых сигнализаций, аппарат лабиринта и улитки оказывается уже почти в тех размерах, которые будут характерны для его во взрослом состоянии. Значит, физические размеры резонаторов к этому времени почти уже обеспечены.

Все эти в самом деле замечательные черты в пользу резонантной теории сталкиваются, впрочем, с чрезвычайным затруднением для нее, заключающимся в том, что соединительные волокна *familiae basilaris*, должностствующие играть роль резонаторов, не изолированы между собою, всегда пребывают связанными и запущенными веществом соединительнотканной пластинки, в которую они включены.

В. Британские теории слуха. В то время как на европейском континенте господствовала теория резонанса, по Гельмгольцу, британские физиологи строили теоретические представления самостоятельно, и мы имеем здесь эволюцию представлений от Рувее-

форда (Rutherford, 1886) и Уоллера (Waller, 1891) и последующим схемам

Руссеевфорд считал, что передачу Кортиеву органу колебаний с волнующейся периллимфы чрезвычайно выгодно отлаживать до момента, когда волны распространятся через узенький каналец *helicotrema* на жидкость *scalae tympani* и здесь, уже в заглушенном и ослабленном состоянии, начинают передавать колебания на откосительно массивную *lamina basilaris membrana*. Вероятнее, что колебания периллимфы еще в восходящем пути *scalae vestibuli*, когда они сохраняют всю свою энергию, успевают передаться через тоненькую *membrana Reissneri* в эндолимфу *ductus cochlearis*, а отсюда в первую очередь на *membrana tectoria*. Тогда поднимался вопрос, что могла бы представлять *membrana tectoria* в отношении Кортиева органа, когда ей приходится давить на него и его нервные клетки сверху. Руссеевфорд приходил к мысли, что *membrana tectoria* должна действовать наподобие телефонной пластины, а именно же звуки отнесены целиком в мозговые центры.

Тут надо сказать следующее: а) совершенно невероятно, чтобы тончайшая дифференцировка Кортиева органа не играла роли в анализе звуковой массы, б) продолжая логику Руссеевфорда, неизбежно пришлось бы допустить, что в мозговую массу из улитки доставляются все те частоты колебаний, которые производятся звуковой массой, а следовательно, нервные волокна *nerve cochlearis* обладали бы небывалой лабильностью, допуская проведение свыше 10 000 колебаний в секунду, в) когда впоследствии британские электрофизиологи Уилвер и Брей в самом деле нашли, как им казалось, исключительно высок частотное проведение импульсов в афферентных нервах улитки, специальная проверочная работа Гершуни и Волохова (1934-1935) показала, что лабильности, рефрактерная фаза и троякостная *nerve cochlearis* оказались тех же порядков величины, которые типичны для более высоких организованных нервов позвоночных животных. Хроническая улитковая нетяга при целостности рецептивного прибора оказалась 0,1а. При поражении внутреннего уха она удлиняется до 0,5а. Лабильность, предельный ритм, передаваемый без трансформации — от 200 до 500 в секунду. Это значит, что очень высокие ритмы есть, отвечающие звуковым колебаниям, должны быть восприняты и воспроизведены еще в улитковом рецепторе, а в общий путь улиткового нерва импульсы должны поступать уже в трансформированных частотах. Анализ звуковой массы возникает, несомненно, еще в периферическом приемнике.

Уоллер (1891) продолжая традицию от Руссеевфорда, искал, как могли бы колебания, переданные на *scala vestibuli* через *membrana Reissneri* в эндолимфу *ductus cochlearis*, использовать продольную дифференцировку Кортиева органа, поскольку она не должна оставаться втуне. Была впервые высказана мысль, что *membrana tectoria* может производить давление и передавать колебания на волосковые нервные клетки Кортиева органа не равномерно по всей его длине, но с преимущественным влиянием на те или иные отделы вдоль по Кортиеву органу. Отсюда может возникнуть и удерживаться в аппарате «акустический образ давления», дающий возможность восстановить с большою осознанностью перед памятью только что пронесшуюся звуковую массу и характеризовать ее *post factum*. Очередной вопрос будет в выяснении ближайшей природы неравномерного воздействия *membranae tectoriae* на Кортиев аппарат. Различное ли это своего рода со стороны *membranae tectoriae*, различное в различных ее участках? Или, быть может, некоторая стоячая волна в ней? Роуф (Roaf, 1922) и Флетчер (Fletcher, 1923) под-

няли вопрос о местном резонансе в столбе жидкости, выполняющей *ductus cochlearis*, резонанс этот может быть различен в различных участках этой камеры в зависимости от конфигурации ее стен.

К созвучным результатам вполне независимо подошел на континенте Р. Эмалд (1899, 1903, 1922). Он склонился к мысли, что в коридорах улитки и, в частности, в андолимфе ее должна образоваться стоячая волна, которая может производить давление на натянутую поверхность Кортиева прибора, различное в различных его участках. Эту концепцию мы назовем

**С. Теорией стоячей звуковой волны.** Волновое движение жидкостей в каналах улитки отражается в виде стоячей волны вдоль всей *membrana testoria*, равно как и *lamina basilaris*. Натянутые пластинки испытывают влияния толчков по всей своей длине. В результате возникает «звуковой образ», характерный для той или иной звуковой массы, правильный и подходящий для гармонического звука, неправильный и беспорядочный в случае шума и дисгармонии.

Следующую теоретическую концепцию, которую можно рассматривать как развитие, коррекцию, синтез и дополнение к предыдущим, развил Фриц Шпехт в 1925 г. Эту новую концепцию мы назовем

**В. Теорией физиологического резонанса.** Предыдущие авторы отирались в своих построениях и соображениях по преимуществу от тех движений, которые должны возникать в периме андолимфы под влиянием звуковой массы. Почти не учитывались гидростатические моменты, которые должны иметь место в лабиринте при толчках в овальное окно. Между тем им должна принадлежать важная роль. Гидростатические давления перилимфы должны мгновенно передаваться в все части лабиринта и, в том числе, во все части Кортиева органа. Для каждого тона и шума своя последовательность и частота толчков. Но если толчки или группы испытываются мгновенно всеми частями лабиринта, то нервные клетки Кортиева органа возбуждаются избирательно определенными частотами толчков соответственно тому, как часто клетки способны рождать в себе возбуждения.

Дел идет, как мы догадываемся, о каком-то нам параметре физиологической лабильности в применении к Кортиевым нервным клеткам. Они будут возбуждаться звуковой массой избирательно не вследствие физического резонанса соединительнотканной подставки под отдельными участками Кортиева органа, но вследствие физиологического резонанса, поскольку их конституцией допускаются повторный ряд возбуждений, синхронный с колебаниями волн в звуковой массе.

Со своей стороны я спрашиваю, исключают ли друг друга противоположные теоретические концепции? Каждая в отдельности берет одну из возможных сторон явления, стремясь по ней построить все. Это конечно, *rago pro toto*. Но, будучи сопоставлены, концепции эти дают возможность проследить их внутреннюю зависимость, взаимное дополнение, историческую эволюцию и диалектическое разветвление.

Когда физиологи заговорили об *E. denegitibus* (собственном ритме) отдельных тканей и тканевых образований, они тем самым предполагали некоторое сближение их с резонансами. Различная лабильность Кортиевых клеток предвидит их дифференцировку в качестве избирательных резонаторов на резко-определенные ритмы. С точки зрения Шпехта гидростатические ритмы могут проникать во все области лабиринта, но физиологически реагировать на них будут лишь возбужденные аппараты соответствующей лабильности.

## АНАЛИЗ ЗВУКОВОЙ МАССЫ

Имеем ли мы в ухе в самом деле совершенно раздельные и независимые один от другого резонаторы? Этот вопрос стоит перед нами независимо от того, допускаем ли мы речь о резонаторах физических или физиологических. О том, что акустические резонаторы в своей работе связаны между собой, говорят следующие замечательные явления:

- а) одним более сильным звуком можно получить заглушение восприятия прочих звуков, входящих в звуковую массу;
- б) заглушение это дает себя знать в особенности для области обертонов и заглушающему звуку;
- в) в той или иной степени заглушаются вообще тоны более высокие, чем тон заглушающий.

Тон в 200 колебаний в секунду оказывается способным при достаточном усилии заглушить и замаскировать собой всю музыкальную ширину!

Тон в 3500 колебаний в секунду маскирует все выходящие тона и в то же время, почти не влияет на порог слышимости для 1000 колебаний в секунду.

Эти явления напоминают нам феномены нервного торможения и их зависимости от частоты приходящих импульсов и от текущей усталости лабильности возбудимой системы под влиянием раздражений. Повидимому, мы имеем дело и в акустических рецепторах с орбитальными и релаксационными силами и частоты раздражений, пределы физиологической лабильности, молгуше, впрочем, сдвигаются в порядке тупеющих ритмов в разные высокие частоты. В таком случае это уже не физические резонаторы в простом и первоначальном смысле слова, т. е. не вполне раздельные аппараты, раз и навсегда отаивившие на узко определенные гармонические колебания лавны, столь же определенными гармоническими колебаниями внутри. Перед нами возбудимая система, или группа возбудимых систем, способная (независимо от утомления) изменять свое функциональное состояние под влиянием самих действующих импульсов и настраивать свою лабильность в известных пределах в порядке усвоения ритма, на приходящий темп физических колебаний, тормозя тем самым на некоторое время свою способность воспроизводить другие частоты. Если орган в порядке усвоения ритма настроился на некоторый ритм колебательной реакции, он оказывается недействительным и тормозимым для всех более высоких ритмов, хотя реагирует синхронно на более низкие колебания.

Сходство этих по существу уже нелинейных зависимостей в слуховой рецепции с нелинейными зависимостями нервных реакций от частоты и силы текущего раздражения говорит о том, что анализ звуковой массы в улитке производится не физическими резонаторами, но значительно более сложными и деликатными колебательными системами физиологического характера, которые лишь в порядке вырождения превращаются в простые гармонические аппараты, способные к резонансу. То подобие резонанса, которое наблюдается в физиологическом рецепторе слуха, является по своей природе гораздо более сложным явлением, близким к тем явлениям колебательной физики, которые приходится в практике отмечать особыми терминами «псевдорезонанс», «резонанс д-рода», «вынужденных соколебаний» и которые представляют собою различные выражения усвоения ритма инерционными системами.

Посредниками передачи звуковых колебаний к внутреннему уху служат материалы покровов, череп и специальные приборы среднего и внешнего уха, которые в большей или меньшей степени способны воспро-



проводить частоты, отвечающие звуковым колебаниям. С наибольшей скоростью звук передает я через кости черепа (3200 м в секунду). Медленнее через воду (1430 м в секунду), еще медленнее через воздух (341,8 м в секунду). Поэтому звучащее тело, доведя свое до соприкосновения с головою и, в особенности с обоняемыми твердыми частями черепа (например, с зубами), весьма легко регистрируется приборами внутреннего уха. Специальные аппараты среди го и внешнего уха направлены в особенности на то, чтобы обеспечить в широких пределах физиологическое воспроизведение звуковых частот, приносимых колебаниями внешней воздушной или жидкой среды, а затем передать их во внутреннее ухо при умеренных амплитудах, но увеличенных напряжениях отдельных колебательных толчков. Эти две стороны функции среднего уха обеспечиваются, с одной стороны, барабанной перепонкой, с другой — стороны, кинематической цепью соединенных косточек молоточка (*malleus*), наковальни (*incus*) и стремечка (*stapes*). Сравнительная анатомия убеждает нас в том, что эта кинематическая цепь косточек является остатком древнего жаберного скелета жаберный дуг, получившим новое функциональное применение.

Барабанная перепонка представляет собою соединительно-тканый конус с эллиптическим основанием в сторону внешнего слухового прохода и вершиною внутри среднего уха. По своей архитектуре барабанная перепонка напоминает паутину, имея подобно последней, систему радиальных расходящихся сместей (радиальных волокон) и круговых скреплений (циркулярные волокна). Подобно паутине, и барабанная перепонка, благодаря своей архитектуре, обеспечивает чрезвычайную подвижность, тонкую отзывчивость на воздушные колебания и, вместе с тем, высокую прочность при малой затрате строительного материала. От паутины барабанная перепонка отличается своею сплошностью. Радиальные волокна расположены в ней во внешнем слое, направленном к внешнему уху, циркулярные волокна расположены на внутренней поверхности, направленной к полости среднего уха.

Конус барабанной перепонки является скошенным. Наибольшая образующая его располжена у стоящего человека кверху, тогда как площадь эллиптического основания направлена латерально и вниз. Наибольшая образующая является местом прикрепления рукоятки молоточка (*malleus* рукоятки молоточка (*capitulum mallei*)). Головка молоточка (*capitulum mallei*) находится в почти совершенно неподвижном соединении с наковальней и, в то же время, прикреплена связками к ближайшим стенкам полости среднего уха так, что молоточку остается одна степень свободы при толчках со стороны барабанной перепонки — больше или меньше выдвижения рукоятки в сторону среднего уха, вращательные по отношению к оси, проходящей через головку того же молоточка. Вследствие почти полной неподвижности соединения молоточка с наковальней, последняя следует почти полностью за движениями молоточка, производя вращательные движения около оси, проходящей через головку молоточка. Длина рукоятки молоточка от конца ее в конусе барабанной перепонки до оси вращения в головке в 1,5 раза больше, чем длина наковальни от конца ее в месте прикрепления к стремечку до оси вращения в головке молоточка. В общем, молоточек с наковальней образуют рычаг с большим плечом к барабанной перепонке и с малым плечом к стремечку. Размах малого плеча в 1,5 раза уменьшается по сравнению с размахом большого плеча. Но так как то, что теряется в скорости, выигрывается в силе (принцип Галлея), уменьшенные амплитуды, передаваемые наковальней стремечку, сопровождаются соответственно увеличенными силами толчков стремечка посредством его подковы и овальное окно лабиринта. При

этом площадь подножия стремечка, упирающегося в овальное окно, в 23 раза меньше площади барабанной перепонки. В общем при передаче толчков с барабанной перепонки (рис 64, через коленчатый рычаг *mO*, при вращении последнего в точке *O*, получается значительное уменьшение амплитуд от  $a$  до  $a_1$ , но зато выигрыш в силе толчков в  $a_1$  по сравнению с  $a$ .

Концы коленчатого рычага испытывают при этом регулирующие влияния со стороны мышц *m. tensor tympani* иннервирующегося с л. *trigemini* (9-й пары), и *m. stapedii*, иннервирующегося с л. *facialis*. При своем сокращении первая мышца подтягивает рукоятку молоточка внутрь полости среднего уха, а вторая мышца дополнительно умеряет толчки стремечка в овальное окно. Установлены следующие рефлексы с л. *cochlearis* на мышцы среднего уха.

Слабое раздражение указанного нерва ведет к длительному тоническому сокращению *m. stapedii*, сдерживая толчки стремечка в овальное окно. При более сильном раздражении л. *cochlearis* тоническое сокращение распространяется со *stapedius* на *tensor tympani*.

Когда раздражение становится еще более сильным, та и другая мышца начинают впадать в тетанус (Гензель, 1878, Поллак, 1885, Като, 1913). Выпад рефлекторного сдерживания толчков со стороны стремечка в овальное окно при параличе л. *facialis* объясняет нам парадоксальное явление некоторого обострения слуха, особенно в низких тонах, при указанном параличе. Следует думать, что тоническое иннервирование *m. stapedii*, сдерживая толчки *stapedii*, и выдает подвижность прибора и обеспечивает более высокую частоту вибрации стремечка у овального окна.



Рис. 64. Схема среднего уха. Объяснение в тексте.

Рефлекторная регуляция нервно-мускульной системы для звуковых колебаний среднего уха может обеспечивать адаптационные установки слуха, которые отмечались в свое время Максом (1863) и Келлером (1905). Вероятно, в связи с этими вспомогательными приборами для уха так расширяется диапазон различения силы звука по сравнению с тем, что доступно физическим приборам. Подобно тому, как кинематические цепи скелетных суставов, благодаря нервному управлению мускулатурой, представляют собой не какой-нибудь единственный механизм, но многое множество переменных механизмов, последовательно сменяющих друг друга последовательным же торможением предшествующих механизмов, так и приемник звуковой массы последовательной адаптацией к отдельным участкам звуковой восприятия звуковой шкалы звука успевает прощупать ее в значительно более широком диапазоне, чем мог бы это сделать какой-нибудь один физический приемник.

Кроме адаптационной установки на различные участки звуковой шкалы, приборы среднего уха служат защитным посредником при восприятии чрезмерно сильных звуковых колебаний.

Впрочем, слух возможен еще и без косточек среднего уха. Это было установлено и проверено неоднократно Швандом (1900), Бейером (1908), Педраццини (1924), Кееном (1925) и др. Безусловная глухота наступает тогда, когда делаются неподвижными оба окна *fenestra ovalis* и *fenestra rotunda*.

Среднее ухо сообщается с глоткой посредством канала *tuba Eustachii*. Этот канал, выстланный мерцательным эпителием, может быть более или менее плотно замкнутым, периодически открывающимся, при-

чем открывается возможность выравнивания давления в полости среднего уха относительно атмосферного. Раскрывание просвета Евстахиевых труб происходит при акте глотания. Если поднести звучащий камертон к носу и при этом глотать, можно заметить усиливающееся восприятие звука в момент глотков. Глотание мы можем наблюдать на себе в качестве рефлекторного явления защитного значения при очень сильных звуках, например, при артиллерийской стрельбе или при колокольном звоне.

Опыт Ватъсальми заключается в выполнении следующего задания: надо замкнуть рот и нос и при замкнутой полости носоглотки произвести сильное выдыхание. Получающееся при этом значительное давление в носоглотке оказывается достаточным для того, чтобы раскрыть просвет Евстахиевых труб, повышенное давление сообщается средним полостям ушей, барабанная перепонка оказывается выпяченной в сторону слухового прохода.

Опыт Иоганна Мюллера предполагает что при прочих равных условиях производится усиленное дыхание. При этом также раскрываются Евстахиевы трубы, но вследствие преобладания предыдущего давления ушных полостей по сравнению с носоглоткой. Барабанная перепонка при этом втягивается в полость среднего уха.

В том и в другом случае мы имеем грубо достигаемые переменные установки слухового приемника по отношению к его адекватному раздражителю.

Поднимался вопрос о том, в какой мере внешний слуховой проход *meatus acusticus externus* может иметь влияние своим резонансом на восприятие звуковых сигналов среды. Гельмгольц и Гензель исследовали собственный тон прохода и определили его в границах от  $ut$  ( $do$ )<sup>4</sup> до  $la$ <sup>4</sup>, т. е. от 2069 до 3480 колебаний в секунду. Только в этих пределах при известных условиях возможно было бы некоторое искажение дальней звуковой массы колебаниями внешнего уха.

Опыт Вебера (1834, заключается в том, что звучащий предмет, например, приведенный в колебание камертон, прикладывается к черепу, например, к зубам, а одно из ушей закрывается пальцем. Звуковое восприятие усиливается при этом именно в замкнутом ухе.

Опыт Клауса (1909) добавляет к этому следующий вариант. Правое ухо субъекта А (рис. 65) соединяют трубкой с ухом субъекта В. Звучащий камертон приставляют к зубам субъекта А. Оказывается, что тон воспринимается при этом и ухом В, пока соединительная трубка не пережата в С.

Совершенно очевидно, что звук передается очень хорошо через твердые и жидкие материалы черепа, но воздушная среда своими колебаниями усиливает его восприятие посредством передаточных аппаратов внешнего и среднего уха.

Что касается собственно ушной раковины, то у человека она как известно оказывается в состоянии редукции и по размерам и по двигательным возможностям. Тем не менее можно убедиться в том, что и здесь она не безразлична. Если вставить в слуховые проходы стеклянные трубочки, дабы дальняя звуковая масса могла входить в ухо, минуя влияния рефлекторов в виде ушной раковины, мы теряем в определенном направлении, откуда звук приходит.



Рис. 65. Опыт Клауса. Объяснение в тексте

## ОРИЕНТИРОВКА В ПРОСТРАНСТВЕ ПО СЛУХУ

Когда мы говорим о рецепции посредством слуха, мы привыкли иметь в виду в особенности восприятие и различение музыкальных тонов и гармоний. Внимание самых крупных ученых было обращено именно в эту сторону. В связи с этим и теория слухового восприятия исходила преимущественно из гармонического анализа звуковых масс и из попыток, подчас гениальных, привести аппарат слухового анализа к теориям Фурье. Между тем, это только одна сторона слухового анализа среды на расстоянии и притом специальная и изысканная, тогда как на рецепции звуков и на реакциях по ним лежат несравненно более многосторонние задачи ориентировки текущего поведения по дальним сигналам на расстоянии в пространстве и времени. Одна из первых задач слуха — определение направления звука. Направление источника, откуда приходит звук, определяется животными и человеком в особенности при следующих условиях:

- 1, при би-аурикулярной рецепции, т. е. при возможности сопоставления показаний того и другого уха одновременно,
- 2) когда звук представляет собою шум или сопровождается шумами, тогда как для чистых тонов и гармоний направление определяется относительно хуже;
- 3, когда источник звучания находится вблизи от медлительной линии, независимо от расстояния
- 4) когда определяется направление в стороны (т. е. «справа и слева», но не «сверху и внизу» или «вперед и назад»).

Как отмечалось это и для зрения, ориентировка в пространстве обостряется в особенности сопоставлением показателей по времени с симметричных рецепторов. Анализ звуковой массы по направлению ее источника совершается относительно медленно и зависит от условий, в которых он происходит. Мы можем заметить в порядке самонаблюдения, что, опустив голову под воду мы улавливаем приближающийся звук легче и скорее, чем при слышании в воздухе. Ребята на Волге мы хорошо знали, что для решения вопроса о том, приближается ли ожидаемый парход на плесе надо купаться и купаясь — то опустить голову под воду, то поднимать ее над водою, сравнивая звуки. В особенности тихим вечером и ночью ориентировка относительно приближающегося звука идет хорошо в указанных условиях. Затем в бытиках говорится, что на их предки в степи улавливали о приближении печенегов, прикладывая уши к земле и выслушивая звуки от дальнего конского топота. Эти наблюдения говорят о том, что для ориентировки в приближении звука весьма важную роль играет скорость передачи звука в среде. Через твердую массу кости скорость распространения звука 3200 м в секунду, а через воду 1433 м в секунду, через воздух 331,8 м в секунду. Под водой, теряя в ареныш и по необходимости становясь близоруким животное выигрывает в скорости рецепции возникающего звука. Но здесь нужна договорка. При таких больших скоростях сигнализации у животного может оказываться мало времени для установки внимания на приближающийся предмет и для улавливания с ним других сопровождающих предупредительных рецепций, требующихся для обогащения возникающего интегрального образа дополнительными признаками. В этом отношении животное в воздушной среде должно выигрывать. Таково значение относительного и т е р в а л а между приходящими сигналами, с одной стороны, и между успевающими складываться последовательными реакциями, — с другой.

Выход источника звука из медиальной плоскости легко ведет к раздвиганию восприятия. Звук приписывается одному и тому же источнику, пока он вполне одинаков для обоих приемников (ушей). Тогда и определение направлений оказывается наилучшим. Пуркинье (1860) дал здесь экспериментальный случай заключающийся в том, что два заведомо отдельных источника звука одинаковой высоты и силы помещались на одинаковых расстояниях от медиальной плоскости: они воспринимаются, как единая звуковая масса, приписываемая одному источнику звука, расположенному в медиальной плоскости на некотором расстоянии впереди.

Возникла проблема при каких условиях два звука (из двух объектных источников) объединяются ушами в один идущий от единого источника. Выяснилась зависимость от времени прихода сигнала к тому и другому уху, а также роль выпуклостей лица как затеняющей ширмы.

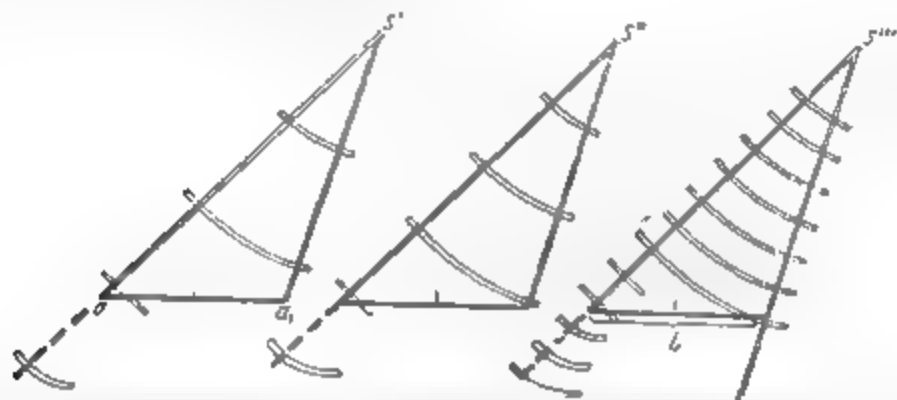


Рис. 66. Набегание звуковых волн из бокового источника на слуховой фронт в зависимости от высоты звука. Очевидна относительная теснота удлиняющих интервала времени набегания одной и той же волны на фланги  $a$  и  $a_1$ , когда звук низок и волнам редки. Поэтому и реакция направления звука облегчена для низких звуков.

Если  $s'$ ,  $s$  и  $s''$  (рис. 66) — источники звука, отправляющие от себя то более редкие, то более частые волны по отношению к фронту слуховой рецепции, направленному под углом к приходящим волнам с расстоянием между рецепторами  $a$  и  $a_1$ , равным  $L$ , то разница для физических волн, заходящих за ширму  $aa_1$ , должна сказываться

- а) по силе (т. е. по величине амплитуд),
- б) по тембру (более быстрое заглушение обертонов за шириной для волн, заходящих за край волнореза и изменивших свое направление),
- в) по разности фаз, с которыми одна и та же волна достигает флангов с рецепторами  $a$  и  $a_1$ ,
- г) по запаздыванию звука во времени (разница в длине путей  $s'a$  и  $s'a_1$ ).

В общем чем ближе источник гармонического звучания к слуховому фронту тем больше должно быть заглушение для более отдаленного уха, тем больше разница восприятия в  $a$  и  $a_1$  и тем больше должна быть возможность биаурикулярного различения направления, откуда приходят гармонические звуки. Однако с приближением к моноаурикулярному слуху возможность различения направления опять должна падать. Значит, когда источник звука оказывается в нашем траверсе справа или слева,

возможность точного различения, откуда именно приходит звук, опять должна падать

Особенное значение для различения направления гармоник должна иметь разность фаз, с которой одна и та же волна подходит к тому и другому флангу слухового фронта. Уже на чертеже видно, что эта разность должна быть отчетливой в особенности для редких волн. Значит, различение направления должно быть облегчено для относительно низких тонов (Томпсон, 1877 1878) Когда дело идет о правильных гармонических колебаниях, нетрудно представить условия совпадения или разных степеней расхождения во времени прихода волны от источника звука в определенной фазе к флангам слухового фронта. Если серым начертим волну, принимаемую левым ухом, а черным ее же в момент ее достижения правого уха, то при полном наложении контура серой волны на контур черной, т. е. при равенстве фаз, в которых волна достигает одновременно того ж другого фланга слухового фронта (рис. 67а), источник волнения будет представляться в медиальной плоскости (в А).

Если фазы прихода волны к фланговым приемникам не совпадают и серая волна несколько опережает черную, источник звука будет относиться соответственно влево, например, в В (рис. 67б). При еще большей разности фаз источник относится еще более в сторону опережающей волны, т. е. еще более влево, например, в С (рис. 67г).

Строго придерживаясь прежнего значения фаз, в которых волна достигает ушей, следует ожидать, что с возрастанием разности фаз опыте  $\lambda$ , (где  $\lambda$  есть длина волны), точная локализация источника звучания должна растраваться, будет наступать такой момент, когда наблюдатель будет теряться, справа или слева приходит к нему волны звука, прежде чем источник звука определенно перенесется на правую сторону, поскольку уже черная волна начнет опережать во времени серую. Теория предвидит, что на одно мгновение, когда приходящие волны будут расположены вполне симметрично и противоположно своими гребнями источник гармонического звучания будет с одинаковыми основаниями относиться и вправо и влево от головы, вперед или назад от нее, наблюдатель будет теряться в его направлении и расстоянии и станет

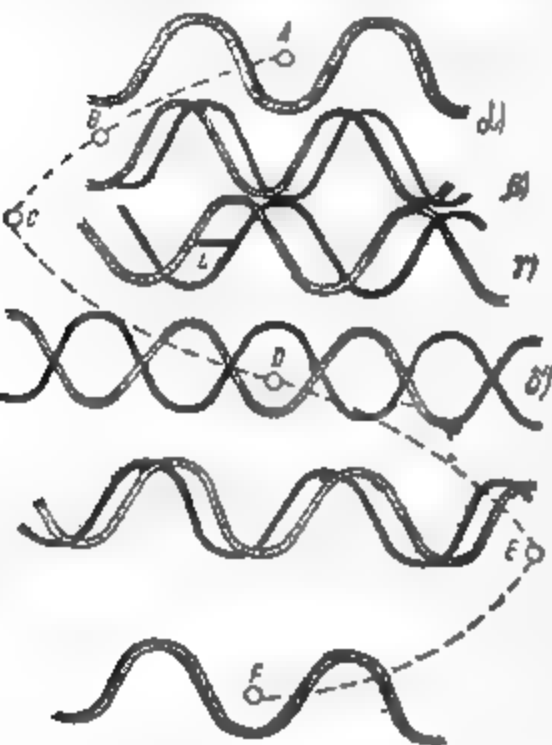


Рис. 67 К определению направления гармонических звуков по разности фаз. Объяснение в тексте.

локализовать его в голове (рис. 678). Далее источник гармонического звука переносится все более вправо, поскольку черная волна опережает теперь серую, и наибольшего смещения источника звука в сторону следует ожидать при разности фаз в  $\lambda/4$  (ср. моменты 677 и e). Если  $\lambda/4$  она жется равным  $L$  (расстоянию от одного уха до другого, т. е. длине слухового фронта), отклонение источника в сторону должно быть максимальным, равным  $90^\circ$ . Если частота приходящих волн невелика и тон низок,  $\lambda/4 > L$ , смещение источника в сторону должно получаться при меньшем объективном угле отклонения источника звука от медиальной плоскости. Иными словами, при низких тонах смещение источника звука относительно медиальной плоскости должно различаться легче и определяться точнее, чем при более высоких. Если тон высок и  $\lambda/4 < L$ , теория ожидает неточностей локализации источника звучания и «обычно слуха» не только по углам смещения источника из медиальной линии, но и по направлению, откуда звук приходит.

Изложенная теоретическая концепция, развитая Релеем (Rayleigh, 1907), ставит степени слухового различения направлений звука в непосредственную зависимость от разности фаз, с которыми ритмические волны от звучащего источника приходят одновременно к тому и другому уху. Различения направлений ставится в зависимости:

- 1) от угла, под которым источник находится по отношению к медиальной плоскости,
- 2) от расстояния между ушами  $L$ ,
- 3) от высоты звука.

При одной и той же высоте звука есть определенный угол и определенное расстояние между ушами  $L$ , при которых различение направлений в пространстве будет наилучшим. Если эта концепция строго отвечает действительности, на нее следовало бы, что лишь определенные музыкальные тоны давали бы вполне точные указания направления.

Некоторая парадоксальность такого вывода теории послужила поводом для детальной экспериментальной проверки действительных отношений (Стьюарт, 1920; Гальверсон, 1922).

Заслуга теории была, во всяком случае, в том, что она надела на чрезвычайно важные новые факты, добытые в результате проверки. Теория строит вероятный проект предвидимой реальности; практика его проверяет и в порядке проверки находит новое, на что не было бы обращено внимание, если бы не возникло предварительного теоретического проекта. Так теория, построенная на прежних приемах рецепции, помимо желания наводит на рецепцию в среде новых, не учтенных до сих пор закономерностей. В данном случае оказалось, что:

1) возврат к средней медиальной линии для звучащего источника наступает фактически только тогда, когда разность фаз  $P = L$ , т. е. когда разность фаз равна анатомическому расстоянию между ушами,

2) смещение источника в сторону на  $90^\circ$  требует тем большей разности фаз, чем выше воспринимаемый тон;

3) невысокие тоны (ниже 800 колебаний в секунду) дают все еще отклонения источника в одну определенную сторону до тех пор, пока разность фаз  $P < \lambda$ , при  $P = \lambda$  начинается симметричное двояние источника звука вправо и влево;

4) высокие тоны (800—1500 колебаний в секунду) дают угол смещения источника относительно медиальной плоскости все труднее и при

1600 колебаниях в секунду наблюдается устойчивое совпадение источника звука с медиальной плоскостью.

5) более высокие тоны всегда относятся к источникам в медиальной плоскости. Кажущееся направление не отвечает действительному, начиная с 800 колебаний в секунду.

Со своей стороны, я рекомендую присмотреться к тому, как воспринимается нами оркестр, движущийся по улице против нашего окна, когда есть возможность наблюдать довольно долго его приближение и последующее удаление. Мы хорошо ориентируемся в текущем действительном положении марширующего оркестра по звукам геликонов, труб и других инструментов низких регистров, но теряемся в определенных места, откуда приходят к нам звуки корнет-а-пистонов и флейт. В связи с этим впечатление от отдельных инструментов расслаивается по мере удаления оркестра, и цельная гармония воспринимается лишь недолгое время пока оркестр проходит на траверзе нашего окна и близок к нашей медиальной линии.

Какой физиологический вывод следует сделать из только что изложенных зависимостей? Приходится признать, что наше ухо приспособлено к различению и восприятию направлений по преимуществу не для музыкальных гармоний, а для шумов и более или менее низких звуковых масс, независимо от их гармонического правильности. Звук в лесу, ориентировка по отдельному треску валенки на зверинке и плещу голоса, пока они не высоки, — вот рецепции, служащие нам надежными ориентирами. И при этом уже не разность фаз, а разность времени прихода звука к ушам играет определяющую роль.

$$\Delta t = \frac{\Delta S}{C}, \quad (1)$$

где  $\Delta S$  — разность пути к одному и к другому фазигу слухового фронта, а  $C$  — скорость звука в данной среде.

Ясно, что разность  $\Delta t$  при прочих равных условиях будет тем меньше, чем больше скорость звука в данной среде. Следовательно, если для скорейшего получения первых сигналов о приближении парохода выгодно опустить голову под воду, то для более точной ориентировки в направлении, откуда пароход должен показаться, воздушная среда будет значительно выгоднее.

Изучая простую зависимость (1), мы отмечаем четыре особых случая.

1 Случай, когда  $S = S'$ , т. е. расстояние до обоих ушей одинаково, источник звука пребывает в медиальной линии.

2 Случай, когда  $S < S'$ ; источник звука рецепируется на стороне  $S$  еще и при пороге  $\Delta S = 1$  см (минимум 0,5 см). Эта разность путей отвечает в воздухе пороговой разности во времени и; скорость звука в воздухе 33 180 см в секунду, стало быть, разность путей в 1 и в 0,5 см, требующаяся для различения выхода звучащего предмета из медиальной плоскости, будет соответственно требовать разности во времени в  $30 \times 10^{-6}$  сек. и  $15 \times 10^{-6}$  сек.

3 Случай, когда  $S' - S = 21$  см отвечает фактическому условию для максимального смещения источника звука на максимальный угол от медиальной линии в сторону кратчайшего пути, разность в 21 см будет требовать соответственно разности во времени в  $\frac{21}{33180}$  сек.  $= 0,00063$  сек  $= 63 \times 10^{-5}$  сек.

4 Случай, когда  $S' - S > 21$  см; звук на стороне более короткого пути, источник приближается к уху, воспринимается моно-



аврикулярно, теряет предметность и образ, иными словами, теряется основной характер рецепции на расстоянии. Источник звучания перестает восприниматься как предмет в определенном направлении и на определенном расстоянии от головы.

Спрашивается, что за таинственный фактор с таким постоянством размерности дан нам в лице этой предельной величины 21 см? Это анатомическое расстояние между ушами.

Рассмотрим здесь одну интересную теорему совместно с вытекающими из предыдущего физиологическими следствиями.

**Теорема** Разность путей от источника звука до обоих ушей постоянна, если источник движется по гиперболе с фокусами в ушах наблюдателя.

Построим гиперболу при помощи циркуля линейки по заданной разности радиусов-векторов и при условии, что фокусы находятся в ушах  $a_1$  и  $a_2$  (рис. 68).

Пусть одна из точек искомой гиперболы  $M$ . Тогда разность радиусов-векторов  $a_1 M$ , и она по заданию должна оставаться постоянной. Для каждого луча из  $a_1$  отмечаем точку, отстоящую от  $a_1$  на расстоянии  $a_1 M$ . Точку эту соединяем с  $a_2$ . Полученное расстояние делим пополам и из середины восстанавливаем перпендикуляр до пересечения с лучом. Получаем новую точку гиперболы на направлении луча. Очевидно из предыдущего, что от любой из точек  $M, M_1, M_2, \dots, M_n$  до  $a_1$  и  $a_2$  разность  $\Delta S$  постоянна и, стало быть, направление источника, движущегося по гиперболе по отношению к ушам  $a_1$  и  $a_2$ , всегда одно и то же.

**Следствие I** Кажущееся положение источника звука постоянно, если он движется по гиперболе с фокусами в ушах наблюдателя.

**Следствие II** Кажущееся положение предмета не зависит от расстояния, если он движется по гиперболе с указанными характеристиками.

Таким образом, в изложенных условиях теоретически предвидится отсутствие точного отчета в том, приближается источник звука к нам или удаляется от нас, будет он впереди или сзади от нас. Зверь или прохожий, о присутствии которого мы предвещивались перед этим треском валежника, кажущимся далеким или даже удаляющимся, иногда может вдруг появиться перед нами из ближайшей чащи леса. Вероятно, такие

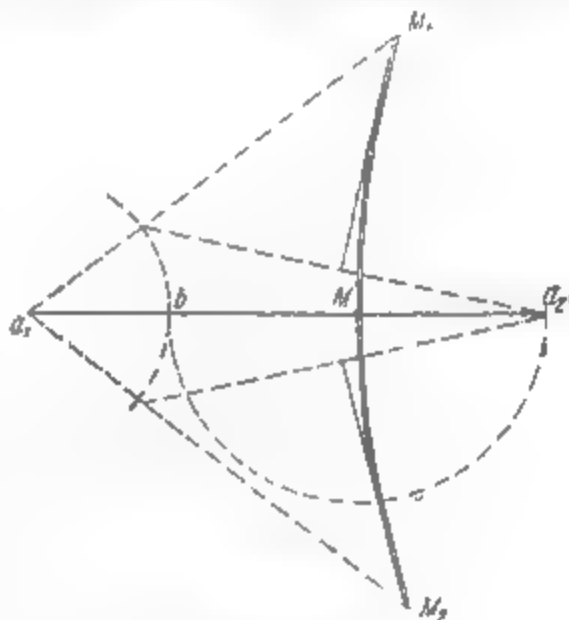


Рис. 68. Объяснение в тексте.

неожиданности в большей или меньшей степени испытаны теми из нас, кому приходилось бродить по лесам.

Как в физиологической оптике, и в акустике можно было бы говорить об «обмане чувств», о «субъективных недостатках» ориентировки в среде и т. п. Мы видели в оптике, что за явлениями этого рода скрываются очень поучительные объективные закономерности. Мы видим, что и «субъективные недостатки» ориентации в пространстве по слуху имеют также вполне объективные основания, которые представляют большой практический и теоретический интерес. Теоретически важно, что такой тонкий рецептор на расстоянии, каким является для животного и для человека слух, может оказываться статистически менее надежным ориентиром для оценки ближайших и контактных отношений, тогда как адекватность его показаний возрастает с удалением источника звуков на большие расстояния. Перед нами поистине и в особенности рецептор на расстоянии, биологически приспособленный к точному принятию и анализу предупредительных сигнализаций издалека и заранее в пространственно-временной среде.

## ЛЕКЦИЯ XLV

### ОРИЕНТИРОВКА В ПРОСТРАНСТВЕ ПО СЛУХУ

(Продолжение)

Замечательно, что точность ориентировки относительно положения звучащего источника возрастает с удалением последнего на большие расстояния. Это говорит о том, что в аппарате слуха мы имеем по преимуществу рецептор на расстоянии, приспособленный в особенности к принятию сигнализации издалека.

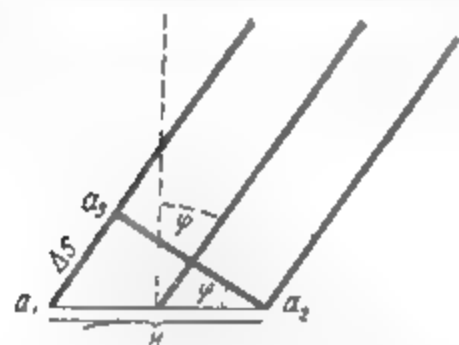


Рис. 69. Объяснение в тексте.

С очень большим удалением звучащего источника определение его направления относительно наблюдателя упрощается и дается углом наклона фронта звуковой волны к фронту слуха.

Когда звук приходит к фронту слуха  $a_1 a_2$  (рис 69) на очень большого удаления, фронт звуковой волны  $a_1 a_2$  оказывается наклоненным к фронту слуха  $a_1 a_2$  на угол  $\varphi$ , причем

$$\Delta S = k \cdot \sin \varphi.$$

Эта простая зависимость остается в силе, пока  $k$  постоянно. Искусственные приемники с расстоянием  $k$  в 21 см дают совершенно такие же смещения звучащего источника относительно медиальной линии, как и незаоруженные уши.

Явно, что «субъективные» смещения имеют совершенно объективные основания, и задача нашей науки в том, чтобы для всего субъективного понять объективные основания.

Явно и то, что слух приспособлен по преимуществу к определению направлений 1) для источников более или менее низких шумов и 2) в особенности для шумов из очень удаленных источников.

По опытам Горнбестеля (1926) кажущийся угол смещения находится в разности времен биазурикулярного восприятия в отношении, определяющемся зависимостью

$$\Delta t = \frac{\Delta S}{c} = k' \cdot \sin \varphi. \quad (1)$$

Это значит, что с удалением источника от наблюдателя кажущееся угловое смещение отвечает истинному.

Животное и человек первоначально заинтересованы в особенности в рецепции на расстоянии именно постоянства направления звучащего источника поскольку оно достаточно устойчиво для ориентировки текущего поведения на агрессивное сближение или на защитное избегание т. е. вообще для осуществления пробных перемещений слушающего наблюдателя с места на место для маневренной подготовки к возможной контактной встрече с дальним, еще не вполне разгаданным предметом.

Из зависимости (1) следует, что кажущееся направление должно оставаться без перемен, если разность путей к двум ушам возрастает пропорционально скорости звука в данной среде.

Под водой  $c' = 1435$  м в секунду, т. е. в 4,3 раза более, чем в воздухе. Тогда

$$\Delta t = \frac{\Delta S}{4,3c} \quad (2)$$

Значит для получения того же  $\Delta t$  под водой требуется увеличить  $\Delta S$  в 4,3 раза (расставить приемники в 4,3 раза).

Возможен вопрос, не имеют ли выгодного значения в поведении кита, нарвала и рыбы-молотки относительно большие расстояния  $L$  между слуховыми приемниками. Этот вопрос нельзя еще считать решенным. Есть немало авторов, считавших что животные под водой вообще ориентируются в направлениях звука весьма слабо. У рыб находят ориентировку только на силу волнения, причем рецептор предполагается в аппарате боковой линии и улавли его с п. *facialis*, *vestibularis*, *glossopharyngeus* и *vagus*. Мы вспоминаем, что, например, у акулы необходимым рецептором направления служит аппарат еще и *petri olfactorii*.

У более высоко организованных подводных форм аппарат боковой линии дает возможность ориентировать локомоцию и активное стояние на месте в порядке «реотаксиса», т. е. установки против течения по рецепции струящейся водной среды и ее колебаний. При движении боковая линия ориентирует равномерность и билатеральную симметрию движения, при стоянии на месте она помогает различению направлений в приходящих струях. Лабиринт в реотаксисе играет роль лишь при более сильных толчках на тело подводного животного. Установочные рефлексы на позу и на плавники происходят с боковой линии (Штейнманн 1914). У саламандры после уничтожения обоняния и зрения не прекращается ориентировка на направление, в котором в бассейне брошена пища. Здесь опять-таки ориентирующая роль принадлежит рецепции колебаний среды (*Erschütterungssinn*) аппаратами боковой линии (Matthies, 1924).

Сейчас мы должны остановиться на следующих соображениях. Если «объективная» слышимость связана с объективными условиями строго объективными же зависимостями то

1) по ней можно восстановить эти зависимости (это и составляет задачу физиологической акустики по преимуществу),

2) зная объективные условия для субъективной слышимости, этой последней мы можем пользоваться для измерения объективных условий рецепции звука.

Пусть звучащий источник слышится нам под углом  $x$  от нашей медиальной линии (рис. 70). Снабдим наши уши  $a_1$  и  $a_2$  дополнительными приемниками-рупорами  $R_1$  и  $R_2$  с общим расстоянием между ними  $R_1 R_2$ . Теперь разность путей для фланговых наблюдений возросла

$$\text{с } \Delta S = k \cdot \sin x$$

$$\text{до } \Delta S' = R_1 R_2 \cdot \sin x.$$

Спрашивается: под каким углом представится теперь для наблюдателя звучащий предмет, если разность путей возросла до  $\Delta S'$ ?

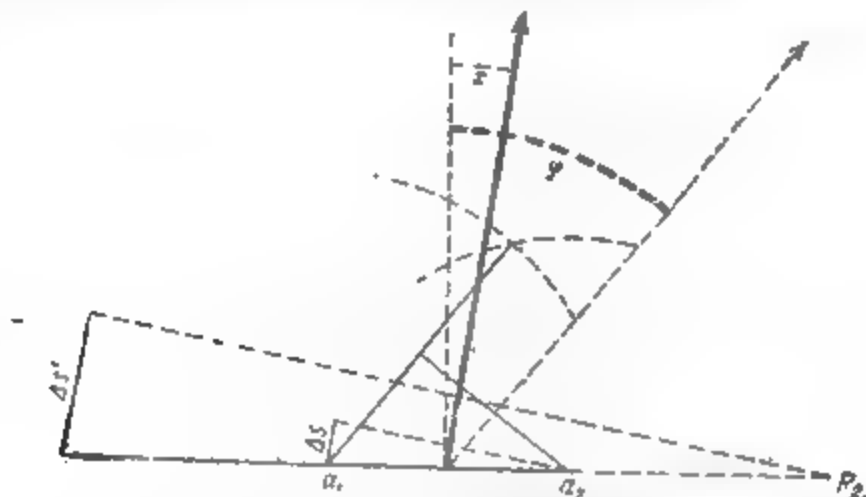


Рис. 70. Объяснение в толксте.

Перенесем эту разность к соответствующему уху  $a_1$  и построим на жущийся фронт звучания. Для этого удвоенным радиусом  $\Delta S'$  обводим из  $a_1$  окружность до пересечения с окружностью радиуса  $k$  из уха  $a_2$ , принятого за центр. Точку пересечения окружностей соединяем хордой с  $a_1$ . На эту хорду из  $a_2$  опускаем перпендикуляр, который, очевидно, разделит хорду пополам. Половина хорды будет, очевидно, равна новой разности путей  $\Delta S'$ , а угол наклона хорды будет определять собою новое, кажущееся направление слышания  $\varphi$ . При этом

$$\Delta S' = R_1 R_2 \cdot \sin x = k \cdot \sin \varphi,$$

откуда

$$\sin x = \frac{k \cdot \sin \varphi}{R_1 R_2}. \quad (3)$$

Таким образом, истинный угол смещения источника вычисляется с любой степенью точности из кажущегося, если известно расстояние  $R_1 R_2$ .

Совершенно очевидно также, что два одновременных определения двумя наблюдателями с рупоров  $R_1 R_2$  и  $R_2 R_1$  дадут координаты звучащего источника на расстоянии с любой

же степенью точности в месте пересечения направлений смещения из  $R_1R_2$  и  $R_aR_b$ . Если с позиции  $R_1R_2$  звучащий предмет оказывается в точности в направлении  $m$  (рис. 71), а с позиции  $R_aR_b$  его направление в тот же момент определяется в точности в направлении  $n$ , то истинное место предмета в  $p$ . Точность определения координат  $p$  будет зависеть от срочности одновременной сигнализации между  $R_1R_2$  и  $R_aR_b$ .

Так можно было организовать вылавливание подводных лодок в прошлых от акустического наблюдения одновременно с двух позиций.

Животное в своей рецепции на расстоянии приспособлено распознавать устойчивые направления звука близ медиальной линии и относительно нее, и это в особенности на больших расстояниях от себя. Как только  $\Delta S$  начинает превышать  $k$ , ориентировка быстро расстраивается. Это значит, что животное приспособлено ориентироваться по звуку, в особенности для реакции прямого сближения и для реакции прямого удаления от предмета.

Животное с более широкими расстояниями между приемниками звука способно более точно и далеко ориентироваться в глубину среды по звукам (длинные уши!). Установка слухового фронта и аккомодационные перестановки его при ориентировке по слуху (собака, кошка, лошадь в лесу!) хорошо известны нам с детства.

Еще и еще раз совершенно ясно, что точная акустическая рецепция в среде в смысле распознавания последней на расстоянии становится возможной, начинает разворачиваться и способствовать развертыванию специальных ганглиозных аппаратов в мозгу лишь с того момента, как животное получило возможность активно и организованно удерживать неподвижную позу наблюдателя в среде, т. е. стало способно обеспечивать себе более или менее надолго состояние оперативного покоя. Мы знаем, что это связано с развитием функции торможения.

Для животных, живущих в воздушной среде, мы можем утверждать, что, установив по вестибулярному лабиринту (в связи с проприоцептивными и контактно-экстероцептивными показаниями) направление силы тяжести и устойчивое положение головы в пространстве, животное получает возможность наблюдать затем уже по кохлеарному лабиринту положение фронта звуковых волн относительно медиальной плоскости, их последовательность, частоту и силу, ориентируясь по ним, прежде всего, свою локомоцию в смысле сближения или в смысле удаления относительно источника дальней сигнализации. Лабиринт в целом является мощной функциональной предпосылкой для последующей количественной и вычислительной ориентировки человека в его среде, рядом с аппаратами тактильной и зрительной рецепции. Надо признать, что покойный профессор Циоя имел достаточное основание озаглавить одну из талантливейших своих работ так: «Das Ohrlabyrinth, als Organ des mathematischen

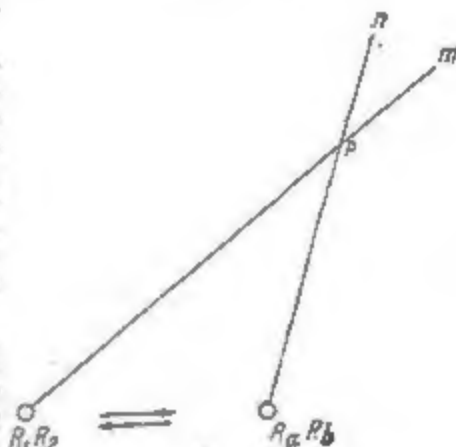


Рис. 71. Объяснение к тексту.

Sinnes». Имел свои основания и один из величайших математиков классической древности Пифагор из Самоса в попытках строить закономерности космоса, исходя из закономерностей музыки и акустических гармоний. Ритмические колебания в среде и в своем организме научили человека считать, открыли ему значение числа и числового ряда. Можно заметить, что у людей преобладают то зрительные ассоциации и зрительный тип памяти, то слуховые ассоциации и акустический тип памяти. В первом случае человек склонен запоминать и истолковывать свою среду преимущественно как стереометрическую непрерывность, как зрительное наглядное многообразие. Во втором случае в область космологии привлекаются в особенности законы ритма, чисел и арифметики. Повидимому Пифагор принадлежал к акустическому складу восприятия и памяти. Пожалуй, мы можем признать, что слух—важнейший из органов чувств человека. Именно он в особенности помогает человеку стать тем, что он есть. Дело тут не в музыке и гармониях и не в психологических «переживаниях» слуховых впечатлений. Великая область музыки, гармоний и их творческого восприятия человеком составляет, как мы видели из физиологической акустики, относительно узкую и изысканную провинцию среди обширных, прозаических, суровых и боевых задач акустического восприятия как важнейшего, дальновиднейшего и ведущего органа рецепции и распознавания среды на расстоянии в пространстве, времени и истории. На слух у человека ложится исключительная и ответственнойшая практическая задача, уходящая далеко за грань физиологии: задача служить опорой и посредником в великом деле организации речи и собеседования.

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие	8
-------------	---

## ОТДЕЛ ПЕРВЫЙ. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВА И МЫШЦЫ

Лекция I. Гуморальные и нервные аппараты связи	5
Лекция II. Значение относительных скоростей в аппаратах связи	8
Лекция III. Модели нервной сигнализации	11
Лекция IV. Природа нервного импульса	15
Лекция V. Влияние нервных импульсов на мышцы	18
Лекция VI. Зависимость эффектов от величины раздражения	21
Лекция VII. Источники мышечной работы	27
Лекция VIII. Химическая организация мышцы	31
Лекция IX. Тони действия мышцы и нерва	36
Лекция X. Параметр физиологической лабильности	40
Лекция XI. Рабочий ритм и физиологическая лабильность	43

## ОТДЕЛ ВТОРОЙ. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Лекция XII. Рефлекторная дуга	68
Лекция XIII. Спинномозговые рефлексы	52
Лекция XIV. Координация спинномозговых рефлексов	55
Лекция XV. Рецепция с кожных покровов в связи с соответствующими рефлекторными реакциями	60
Лекция XVI. Влияние продолговатого мозга на спинномозговые рефлексы	64
Лекция XVII. Рефлекторные позы и рефлекторные движения	72
Лекция XVIII. Сопоставление рефлекторных систем мозжечка и большого мозга	76
Лекция XIX. Рецепция контактная и рецепция на расстоянии	79
Лекция XX. Головные сегменты мозгового ствола	86
Лекция XXI. Кора большого мозга	95
Лекция XXII. Лабильность кортикальных реакций и электрическая деятельность коры большого мозга	105
Лекция XXIII. Исполнительные приборы коры	111
Лекция XXIV. Различные формы возбуждения в нервных приборах	115
Лекция XXV. Некоторые принципы координации	119
Лекция XXVI. Некоторые принципы координации (продолжение)	122
Лекция XXVII. Некоторые принципы координации (окончание)	125

## ОТДЕЛ ТРЕТИЙ. ВЫСШИЕ РЕЦЕПТОРЫ

Лекция XXVIII. Глаз и его аккомодация	130
Лекция XXIX. Основные измерения в глазе	138
Лекция XXX. Теория двойственности зрительной рецепции	143
Лекция XXXI. Условия физиологической фоторецепции	152
Лекция XXXII. Теория цветного зрения	161
Лекция XXXIII. Визикулярное зрение	166
Лекция XXXIV. Визикулярное зрение (продолжение)	175
Лекция XXXV. Условия зрительных измерений	181
Лекция XXXVI. Рецепторы и реакции восьмого черепного нерва	189
Лекция XXXVII. Кортисов орган	197
Лекция XXXVIII. Теория слуховой рецепции	201
Лекция XXXIX. Анализ звуковой массы	206
Лекция XL. Ориентировка в пространстве по слуху	210
Лекция XLI. Ориентировка в пространстве по слуху (продолжение)	216

Отв. редактор проф. *М. И. Виноградов*

---

Подписано к печати 16 марта 1945 г. М. 00844. Печ. л. 14. Уч.-изд. л. 16. Тираж 3000 экз. Зак. № 75. Цена 25 руб.

---

Тип. „Печатный Двор“ им. М. Горького Треста „Полиграфкнига“ ОГИЗд при СНК РСФСР. Ленинград, Гатчинская 26.